Münster.1931.№73 Phil. Diss.

Botanik

Über das Vorkommen und die Mikrochemie des Amyloids in pflanzlichen Zellhäuten.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde der Philosophischen und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W.

vorgelegt von

Otto Hopmann

aus Östrich a./Rhein

Münster 1930.

C. J. Fahle G. m. b. H., Münster i. Westf., Neubrückenstrasse Nr. 11

Botanik

Über das Vorkommen und die Mikrochemie des Amyloids in pflanzlichen Zellhäuten.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde der Philosophischen und Naturwissenschaftlichen Fakultät der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W.

vorgelegt von

Otto Hopmann

aus Östrich a./Rhein

Münster 1930.

C. J. Fahle G. m. b. H., Münster i. Westf., Neubrückenstrasse Nr. 11

Dekan: Prof. Dr. Ettlinger.
Referent: Prof. Dr. Benecke.
Tag der mündlichen Prüfung: 25. Mai 1928.

Meiner Mutter!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555425_0128

Inhaltsübersicht.

Seite

I. Einleitung 7

II. Geschichtlicher Ueberblick 8

III. Reagentien 13

IV. Eigene Untersuchungen 15

1. Mikrochemie der amyloidhaltigen Membranen von Lycopodium clavatum 15

a) Untersuchung des Stengels 15

b) Wirkung der beim Amyloidnachweis benutzten Reagentien auf reine Zellulose 16

c) Mikrochemie des Lycopodiumamyloids 19

d) Deutung des Amyloids 27

2. Amyloid in verschiedenen Pflanzen und besonderen Geweben 28

a) Thallophyten und Kormophyten 28

b) Interzellularräume 30

c) Milchröhren 31

d) Epidermis und Wassergewebe 32

e) Bedeutung des Amyloids 33

3. Mikrochemie des Amyloids in Wurzelspitzen und Wurzelhaaren 33

a) Wurzelspitzen 33

b) Wurzelhaare 38

4. Amyloidfenster in den Narbenpapillen von Gräsern 43

5. Kurze Zusammenfassung 44

V. Literaturverzeichnis 46

I. Einleitung.

Mit meinen Untersuchungen über Amyloid-Zellmembranen knüpfe ich an die umfangreichen Arbeiten an, welche Ziegenspeck über amyloidische Zellwandlamellen ausgeführt hat. So werden von ihm diejenigen Wandschichten pflanzlicher Zellen genannt, welche sich mit wässrigen Jodjodkaliumlösungen von bestimmter Konzentration blau färben lassen, vielfach allerdings erst nach vorsichtiger Anwendung von Aufhellungsmitteln (z. B. Eau de Javelle). Die Ziegenspeckschen Arbeiten auf diesem Gebiet haben ihren Ausgang genommen von der Untersuchung des Sprosses und der Wurzeln verschiedener Lycopodien-Arten, deren Siebteil- und Perizykelmembranen sich durch Jodlösungen blau färben lassen. Es ist ihm anscheinend entgangen, daß de Bary in seiner vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne schon 1877 geschrieben hat (S. 364): „Die Wände aller Zellen des Siebteils bei Lycopodien sind weich, in Wasser stark quellbar und färben sich mit wässrigen Jodjodkaliumlösungen blau". Hier wird also nicht nur die characteristische Jodfärbung ohne Anwendung von Quellungsmitteln erwähnt, sondern es wird auch schon auf die physikalische Natur solcher, wie Ziegenspeck sagt, „amyloidischer Membranen" geschlossen.

Ich habe mir nun die Aufgabe gestellt, in Anlehnung an die vielen Beispiele, die Ziegenspeck gibt, die Mikrochemie solcher „amyloidischer" Wände etwas weiter zu fördern. Eingedenk der Grenzen, die der mikrochemischen Methode nun einmal gesteckt sind und die dem kritischen Beobachter immer nur allzufrüh sich zeigen, habe ich mich vielfach auf die Wiedergabe der tatsächlichen Beobachtungen beschränkt, in Deutungsversuchen aber tunlichste Zurückhaltung geübt.

II. Geschichtlicher Ueberblick.

In seiner Arbeit: „Ueber das Amyloid, eine neue Pflanzensubstanz" stellte Schleiden (1844) fest, daß manche pflanzliche Zellwände ohne irgendwelche Vorbehandlung durch wässrige Jodjodkaliumlösungen blau gefärbt werden; den diese Reaktion bewirkenden Stoff nannte er Amyloid.

Schleiden und Vogel (1844) fanden Amyloid in den Samen verschiedener Leguminosen. Später beobachteten u. a. noch Frank (1866/67), Heinricher (1888) und Nadelmann (1890) solche Wandlamellen, Frank beispielsweise in den Kotyledonen von Tropaeolum und in den Endospermzellen aller Primulaceen, Heinricher im Nährgewebe von Impatiens Balsamina und Nadelmann in den Samen von Asparagus, Sabadilla und anderer Pflanzen.

Frank, Heinricher, Nadelmann und ferner Reiss (1889) untersuchten die Funktion des Amyloids verschiedener Samen und fanden, daß es bei der Keimung aufgelöst wurde. Nach Winterstein (1892) war Godfrin (1884) der Erste, der über diese Funktion des Amyloids berichtet hat. Demnach war dem Amyloid die Rolle einer „Reservezellulose" zuzuschreiben.

Winterstein untersuchte die Chemie des Amyloids bei Tropaeolum und kam zu dem Ergebnis, daß es bei Hydrolyse mit verdünnter Schwefelsäure außer anderen Zuckern Xylose, Galaktose und wahrscheinlich auch etwas Dextrose lieferte. Die mikrochemischen Untersuchungen Gilson's (1893) an Amyloid (Tropaeolum und anderen) werden uns noch weiter unten beschäftigen.

Man verstand somit unter Amyloid solche Membransubstanzen (Polysaccharide), die sich durch wässrige Jodlösungen ohne Anwendung von Quellungsmitteln bläuen, durch verdünnte Säuren zu verschiedenen Zuckern, aber nicht ausschließlich zu

Dextrose hydrolysiert werden und als Reservestoffe funktionieren.[1])

Während es sich in den eben genannten Fällen um Amyloid handelt, welches in den Verdickungslamellen der Zellwände von Kotyledonen und Endospermzellen abgelagert wird und als Reservestoff dient, liegen in der Literatur zerstreut auch Angaben vor, denen zufolge auch andere Zellwände solche Blaufärbung mit Jodlösungen ohne weitere Vorbehandlung zeigen. (Zusammenstellung der Literatur bei Ziegenspeck 1925, S. 312). In erster Linie sei de Bary genannt. Sodann muß auf die Untersuchungen van Wisselinghs (1889) hingewiesen werden: er sagt (S. 633), daß in vielen Zellwänden neben Zellulose Amyloid vorhanden sei, ohne allerdings an dieser Stelle erkennen zu lassen, ob er dabei nur an Reserveamyloid denkt. Im Gegensatz zu vielen andern Autoren gibt er genau den Gehalt der verwendeten Jodlösungen an. Amyloid wird nach ihm durch Jodjodkalium-Lösungen mit $^1/_{25}$ % Jodgehalt nicht gefärbt, wohl aber, falls $^1/_5$ % Jod darin enthalten sind. Auch gelang es ihm, Jodlösungen herzustellen, die so wenig Schwefelsäure enthalten, daß sie zwar Zellulosewände nicht blau färben, wohl aber trotz ihres geringen Jodgehaltes — eine Menge, die ohne Gegenwart der Schwefelsäure Amyloid nicht zu färben imstande ist — das Amyloid bläuen. Er empfiehlt zum Zellulosenachweis Lösungen mit 66½ % Schwefelsäure- und 1 % Jod-, zum Amyloidnachweis mit 10 % Schwefelsäure-, $^2/_5$ % Jodkalium- und nur $^1/_{25}$ % Jodgehalt. Dieses letztere Reagens sei im folgenden stets „van Wisselinghs Amyloid-Reagens" genannt.

Von Jähkel (1909) sagt Ziegenspeck selbst, daß er zweifellos in den Samenhaaren einer Bananenfrucht neben Zellulose und Pektinstoffen Amyloid nachgewiesen habe. Dieses war mit Jodlösungen blau zu färben, falls sie mindestens 1 % Jod enthielten.

---

[1]) Bekanntlich gibt es auch Reservezellulosen, die sich durch Jodlösungen nicht ohne weiteres bläuen, so etwa die in dem Endosperm von Phoenix oder Phytelephas und Coelococcus, oder in den Samen von Plantago. Flechsig (1882) nennt Amyloid ein Zwischenprodukt, das beim Abbau der Zellulose zu Dextrin entsteht, sich aber mit Jod nicht bläut, wohl aber mit Jod und Schwefelsäure (vgl. dazu Schwalbe 1918, S. 208).

Ueber die im vorliegenden Aufsatz nicht behandelte Reservezellulose, die in Holzfasern, Parenchymzellen usw. abgelagert wird und die auf ihr Verhalten gegenüber Jodlösungen wohl noch genauer zu prüfen wäre, siehe Leclerc (1904) und Schellenberg (1904).

Das Amyloid, welches Shibata (1902, S. 659) in Mycorrhizen gesehen hat, zeigt etwas andere mikrochemische Reaktionen, als die in meiner Mitteilung behandelten Amyloide.

Während die meisten bisher genannten Forscher, welche auch außerhalb von Reservestoffbehältern Amyloid in bestimmten Zellwänden nachwiesen, keine weittragenden Folgerungen an ihre Beobachtungen geknüpft haben, hat Ziegenspeck auf Grund langjähriger Versuche anregende Deutungen und Spekulationen an seine Beobachtungen angeschlossen. Das sagt schon der Artikel seiner ersten Mitteilung (1919): „Amyloid als vermutliches Zwischenglied bei der Bildung von Wandkohlehydraten". Er macht darauf aufmerksam, daß es sich bei „amyloidischen" Wandungen ungefähr um dieselben Wandungen handelt, welche früheren Autoren (de Bary 1877, Léger 1893, Hill 1901, Strasburger 1904, S. 252) schon durch ihren eigenartigen Perlmutterglanz im Wasserpräparate, „différenciation nacrée" der französischen Autoren, aufgefallen waren [1]).

Ziegenspeck stellt sich (1919/20, 1920) vor, daß sich bei dem Wachstum der Zellwände zwischen die bereits gebildeten Zelluloseteilchen (bzw. bei Appositionswachstum auch an diese) Amyloidteilchen, vielleicht zunächst als feines Hydrosol einlagern oder anlagern, um dann in das Hydrogel Zellulose überzugehen. In solchen Fällen müßte nach Entfernung des Amyloids durch passende Mittel ein Zelluloseskelett (allerdings gemischt mit noch anderen Zellwandbestandteilen, wie Pektinstoffen usw.) zurückbleiben, wie bei der biogenen Lösung von Zellwänden (z. B. von Tracheenquerwänden) dann Amyloid als Zwischenprodukt des Abbaus in die Erscheinung treten würde.

Mit Recht verzichtet Ziegenspeck auf eine scharfe chemische Definition des Amyloids. Er vergleicht es mit dem bei der Pergamentherstellung als Folge der Schwefelsäurewirkung auf Zellulose entstehenden, mit Jod sich bläuenden Stoff. Die Bläuung führt er mehr auf einen besonderen physikalischen Zustand, als auf eine bestimmte chemische Zusammensetzung zurück. Soviel ist sicher, daß solches Amyloid, welches sich aus Dextroso-Zellulose bildet, ein anderes ist, als jenes Reserveamyloid (z. B. von Tropaeolum), welches bei hydrolytischer Spaltung auch andere Zucker ergibt, möge auch beiden die Angreifbarkeit durch verdünnte Säuren im Gegensatz zur Zellulose gemeinsam sein. [2]). Gleichwohl mag es berechtigt sein, einstweilen alle diese Substanzen als Amyloid zu bezeichnen, um nicht neue Namen zu schaffen für Stoffe, die nur mikrochemisch characterisiert sind. Die außerdem auch auftauchende Bezeichnung Hemizellulose (z. B. Ziegenspeck 1925, S. 314) scheint weniger angebracht, da man diese von E. Schulze (1892) herrührende Bezeichnung besser auf diejenigen durch verdünnte Säuren spaltbaren Polysaccharide beschränkt, die nach Ausweis der makrochemischen Analyse bei Spaltung außer Dextrose noch andere Zucker liefern.

Ich will nun, ehe weiter auf die Angaben der Ziegenspeckschen Arbeit von 1925 eingegangen wird, die Einteilung der Membranen nach

[1]) Vgl. Schmidt (1917, S. 6), ferner Giltay (1881) und Strasburger-Körnicke (Praktik. 1923, S. 289 u. a. a. O.).

[2]) Euler (Pflanzenchemie 1908, Bd. 1, S. 570) warnt ebenfalls vor einer solchen Verwechselung.

ihrer Jodreaktion hier nennen, welche unser Autor in einer späteren Arbeit (1928, S. 457) bringt [1]), die erst nach Abschluß meiner Untersuchungen erschien, aber noch berücksichtigt werden konnte.

Ziegenspeck unterscheidet: 1. die Anfangsmembran, 2. die amyloidische Membran, 3. die Kollosemembran und 4. die Zellulosemembran, welche schließlich noch verholzen kann.

Die Anfangsmembran färbt sich mit Jodlösungen tief goldgelb, sie ist „äußerst leicht deformierbar und lösbar". Später treten in den sich nunmehr mit Jodlösungen blaufärbenden Wänden Amyloide auf, die Membranen besitzen dann die beiden ebengenannten physikalischen Eigenschaften in geringerem Maße, sie sind nur noch „verhältnismäßig leicht deformierbar und dehnungsfähig". Im Kollose-Zustand färbt sich die Membran erst dann mit Jodlösungen blau, wenn sie vorher mit 25 % Salzsäure behandelt wird, sie ist noch „leidlich dehnungsfähig, bedeutend weniger deformierbar". [2]) Darauf folgt der Zustand der Zellulosewand; diese ist „weit geringer dehnbar, kaum noch deformierbar, elastisch".

Sehr kompliziert und unklar wird die Sache nun aber dadurch, daß Ziegenspeck (1926), veranlaßt durch Beobachtungen, die er an den Narben von Gräsern machte, (siehe S. 43) zur Ansicht kommt, daß nicht nur spätere Zellulosewände, sondern auch Schleime, Gallerten und Pektinstoffe einen amyloidischen Zustand durchlaufen sollen. Solche „Pektin-Amyloid-Lamellen", die sich gleichfalls mit Jodlösungen ohne vorherige Aufquellung bläuen, sollen noch „vielleichter deformierbar, leichter löslich, quellbar usw." sein, als Lamellen aus „Zellulose-Amyloid".

Wenn Ziegenspeck (1925) Amyloid einmal in jugendlichen Zellwänden beobachtet, z. B. solchen, die sich in der Streckungszone nahe der Spitze von Wurzeln oder von Sprossen finden, Amyloid, welches in vielen Fällen bald verschwindet — in bestimmten Fällen sogar so schnell, daß man es mikroskopisch kaum fassen kann —, so findet er in anderen Zellwänden den amyloidischen Zustand längere Zeit, manchmal sogar auf die Dauer erhalten. Das letztere ist der Fall in solchen Membanen (z. B. von Schleudermechanismen), die stark auf Dehnungsfähig-

---

[1]) Eine eingehende Darstellung der Ziegenspeckschen Anschauungen, die als Arbeitshypothesen gekennzeichnet werden, gibt Luehr (1928).

[2]) Daß die Kollenchymzellwände eine besondere Art von Zellulose führen, ist bekannt. De Bary (S. 127) schreibt: „Sie werden durch Chlorzinkjod hellblau (so auch Ambronn 1879/81), nach leichter Erwärmung mit Kali durch Jodjodkaliumlösungen sofort intensiv blau". A. Meyer (Praktikum 1915, S. 41 u. 217) weist darauf hin, daß sie durch ihre große Dehnbarkeit und geringe Elastizität ausgezeichnet seien. Siehe auch Haberlandt (1924, S. 147). Auf das von Ziegenspeck gleichfalls untersuchte Verhalten der Membran gegen Farbstoffe sowie auf ihre optischen Eigenschaften soll nicht eingegangen werden.

keit beansprucht werden, sei es, daß sie sich auf ihrer ganzen Fläche oder nur lokal, da, wo Amyloid vorhanden ist, durch aktives Wachstum vergrößern, sei es, daß sie passiv durch die Umgebung gedehnt oder überdehnt werden (Kollenchyme, Markstrahlen, Siebteile usw.). In noch anderen Fällen (Amyloidfenster der Narbenpapillen) soll es sich um die leichte Angreifbarkeit des Amyloids durch Enzyme handeln, welche vom Pollenschlauch ausgeschieden werden. Wegen vieler weiterer Einzelfälle, zumal auch wegen der wichtigen Folgerungen, die sie für die Wachstumsmechanik der Zellwände ergeben, muß auf die zitierten Arbeiten Ziegenspecks und anderer Forscher, zumal Overbecks (1926) und von Guttenbergs (1926) verwiesen werden.

Wir können also die Ziegenspeckschen amyloidhaltigen Wandlamellen rein äußerlich in zwei Gruppen teilen: 1. solche, bei denen die Blaufärbung durch Jodlösungen ohne weitere Vorbehandlung zweifelsfrei festgestellt werden kann, und 2. solche, bei denen es nicht selten schwierig zu entscheiden ist, ob Amyloid vorliegt und bei denen die Bläuung erst nach mehr oder minder tiefen Eingriffen erzielt werden kann. Es muß im letzteren Fall zweifelhaft bleiben, ob durch solche Eingriffe Veränderungen des physikalischen Zustandes oder vielleicht sogar der chemischen Struktur der zu untersuchenden Membran vorliegen, umso zweifelhafter, als dann vielfach keine rein blauen Farbtöne, sondern mehr dunkelblaugraue, mit einem Stich ins violette versehene Töne zu erzielen sind.

Da nun wegen der äußerst extensiven Bearbeitung, die diese Dinge erfahren haben, die mikrochemische Analyse bisher nicht so weit geführt wurde, als wünschenswert ist, schien es wichtig, zuerst einmal das alte de Bary'sche Beispiel, die Siebteile der Lycopodien, einen Fall, in dem ein Zweifel an der Bläuung der Membranen durch Jodlösungen ohne Vorbehandlung gar nicht aufkommen kann, mikrochemisch recht genau zu untersuchen. Der Sproß von Lycopodium clavatum ist ein umso günstigeres Objekt, als die mittleren Partien der Außenrinde Zellwände führen, die bei Behandlung mit Jod sich nicht als amyloidisch erweisen, wohl aber nach Eau de Javelle-Behandlung, die also die Wirkung dieses Mittels kritisch zu untersuchen gestatten.

III. Reagentien.

1. Jodlösungen.

Da die Wirksamkeit der Jodjodkaliumlösungen begreiflicherweise ganz und gar von ihrer Zusammensetzung, in erster Linie von der Jodkonzentration abhängt, sei zunächst eine Zusammenstellung der von mir verwendeten Jodlösungen gegeben.

1. Die schwache Lösung von A. Meyer; sie enthält 1 % Jod, ½ % Jodkalium.

   Diese Lösung wurde von Ziegenspeck in den meisten Fällen, desgleichen auch von mir mit gutem Erfolg verwendet. Da sich in dieser Lösung nicht alles Jod, welches vorgeschrieben ist, löst, so verwendete ich häufig die nächste Lösung.

2. Lösung 1, aber mit der doppelten Jodkaliummenge. Da ich diese Lösung besonders häufig verwendet habe, ist sie stets gemeint, wenn im folgenden keine anderen Angaben gemacht werden.

3. Eine Lösung von 0,75 % Jod- und 0.75 % Jodkaliumgehalt.

4. Die Lugolsche Lösung[1]), wie sie z. B. in Lehmann-Neumann, Atlas der Bakteriologie (München 1925), empfohlen wird; sie enthält 0,33 % Jod, 0,66 % Jodkalium.

5. Eine Lösung von 0,15 % Jod- und 0,15 % Jodkaliumgehalt.

6. Die van Wisselinghsche Jodlösung ohne Schwefelsäure; sie enthält 0,04 % Jod und 0,4 % Jodkalium, wie ersichtlich, eine an Jod recht arme Lösung.

Nimmt man in Lösung 6 statt Wasser eine 10 %ige Schwefelsäure als Lösungsmittel, so erhält man das oben schon genannte „van Wisselinghsche Amyloidreagens", das Zellulose nicht färbt, wohl aber Amyloid.

Die von mir benutzte Chlorzinkjodlösung enthielt: Chlorzink 66 Gramm, Jodkalium 6 Gramm, Wasser 34 Gramm, Jod bis zur Sättigung. (D. A. B. 6).

[1]) Es empfiehlt sich dringend, diese Bezeichnung auf Lösungen von ganz bestimmtem Jodgehalt zu beschränken, etwa auf die obige, in medizinischen Kreisen gebräuchliche.

2. Eau de Javelle.

Ziegenspeck benutzte in manchen Fällen Eau de Javelle, um die Schnitte durch Entfernung des Inhaltes aufzuhellen und so das evtl. vorhandene Amyloid in den Wandungen deutlicher zu machen. Mit Recht legte er sich schon die Frage vor, ob dadurch nicht auch solche Wandlamellen, die an sich nicht amyloidisch sind, verändert und so der Blaufärbung durch Jodlösungen erst zugänglich gemacht werden. Zwar wird in der botanischen Literatur angegeben, daß Eau de Javelle die Zellulose so gut wie gar nicht verändert (so z. B. A. Meyer, Praktikum 1915. S. 40.) Doch war die Möglichkeit vorhanden, daß die Lauge zumal dann, wenn sie deutlich alkalisch reagiert, durch ihren OH-Ionen-Gehalt „mercerisierend" hätte wirken können. Um diese Möglichkeit auszuschließen, stellte sich Ziegenspeck (1925. S. 302) die Lauge selbst derart her, daß er Chlorgas in Natronlauge einleitete, bis die Vorlage die verschließende Hand beim Umschütteln nicht mehr einsog.

Ich muß bezweifeln, daß man mit dieser Methode zu exakten Ergebnissen kommen kann. Aber auch meine eigenen Bemühungen, durch Einleiten von Chlor in Natronlauge bis zur Sättigung ein brauchbares Produkt zu erhalten, führten nicht zum Ziel. Entweder erhielt ich eine Lauge, welche noch geringe Mengen freier Na OH enthielt, oder ein vollständig umgesetztes Präparat, in welchem geringe Mengen unterchloriger Säure eine rasche Zersetzung unter Chloratbildung bewirkten. Ich entschloß mich daher, bei meinen Untersuchungen die Vorschrift A. Meyers anzuwenden (Praktikum 1915, S. 239), unter Verwendung des reinsten Chlorkalks des Handels (Merck's Chlorkalk pro analysi). Diese kalkfreie Lauge hatte einen pH von 10,6—11 und ist im wesentlichen eine Lösung von Na O Cl mit einem mäßigen Betrag an OH-Ionen. Sie ist stets gemeint, wenn weiterhin von Eau de Javelle die Rede ist. Daneben studierte ich auch die Wirkung eines durch Na OH auf etwa pH 12.5, sowie eines durch Salzsäurezusatz auf pH 8 oder auch auf pH 6,0 gebrachten Präparates. Die Lauge von pH 12.5 unterscheidet sich von der A. Meyer'schen also im wesentlichen durch den größeren Gehalt an OH-Ionen, die von pH 8 stellt ein Gemisch von Na O Cl und H O Cl dar[1]), die noch stärker saure Lösung enthält im wesentlichen H O Cl mit geringen Mengen freien Chlors.

Im weiteren Teil der Arbeit werden folgende Abkürzungen benutzt: JJK = Jodjodkaliumlösung. ClZnJ = Chlorzinkjodlösung. E. d. J. = Eau de Javelle.

[1]) Gelegentlich benutzte ich auch käufliche, kalziumhaltige Javellesche Lauge, deren pH bei 10,5 lag.

IV. Eigene Untersuchungen.

1. Mikrochemie der amyloidischen Membranen im Stengel von Lycopodium clavatum.

a) Untersuchung des Stengels.

Ich untersuchte zunächst, wie auch Ziegenspeck, Querschnitte durch erwachsene, lebende Stengel von Lycopodium clavatum, daneben zum Vergleich auch solche von Lycopodium selago (Alkoholmaterial); auf ältere und jugendliche Stadien wird nachher einzugehen sein. Wegen der Einzelheiten des anatomischen Aufbaues sei auf die einschlägige Literatur verwiesen[1]). Legt man einen dünnen Querschnitt durch einen erwachsenen, nicht zu alten Stengel von Lypocodium clavatum ohne sonstige Vorbehandlung in geeignete JJK (z. B. Nr. 1, die auch von Ziegenspeck benutzt wurde), so färben sich im Einklang mit de Barys und Ziegenspecks Darstellungen die Siebteile deutlich blau: dabei nehmen die Siebröhren selbst immer eine stärkere Färbung an als die sie umgebenden Parenchymzellen oder als die Zellen des Perizykels. Die Zellwände der mittleren Außenrinde färben sich gelb. (Auf die Blätter sei nicht weiter eingegangen.) Also nur die Wände des Siebteils und Perizykels sind amyloidisch. In ClZnJ färbt sich der gesamte Siebteil und der Perizykel blau, wobei die Teile, die sich mit JJK tief bläuen, eine hellere Färbung zeigen und umgekehrt. Die Rindenzellen (mittlere Außenrinde) zeigen eine einheitliche blauviolette Färbung, ohne daß eine Mittellamelle deutlich wird.

Vergleichen wir damit Lycopodium selago, so werden auch hier die Siebröhren mit JJK deutlich dunkelblau. Die Zellen des Perizykels aber sind häufig nur wenig gefärbt. Die Rindenzellen zeigen einen besonders interessanten Bau. Sie führen „Amyloidzwickel" (Ziegenspeck 1928), die sich mit Jod bläuen. Die Wand selbst besteht aus einer inneren und äußeren Lamelle; die innere färbt sich nicht, die äußere bläut sich stark mit JJK. Bemerkenswert ist auch hier vor allem, daß sich die ClZnJ-Färbung gerade umgekehrt verhält: Alle Wände, die sich mit JJK stark bläuen, färben sich mit ClZnJ nur schwach und umgekehrt.

Nebenher wurde auch die Wirkung der Manginschen Reagentien[2]), Chlorkalziumjod und Jodphosphorsäure auf Lycopodium clavatum untersucht. Ersteres Reagens färbte die Rinde braunviolett.

---

[1]) Siehe z. B. Strasburger-Körnicke, Praktikum 1923, S. 305. (Lycopodium complanatum).

[2]) Ref. van Wisselingh, II, S. 36.

die Siebröhren ähnlich, aber viel heller; in Jodphosphorsäure färbte sich die Rinde violett, die amyloidhaltigen Siebteilmembranen verquollen und wurden hellblau.

Macht man Querschnitte durch recht alte Stengel, so findet man die eigenartige Tatsache, daß die Wandungen sämtlicher Siebröhren sich zwar mit JJK und ClZnJ fast ebenso färben, evtl. dunkelblau bis braunviolett, daß sie sich aber außerdem mit Phloroglucin und Salzsäure röten. Auch bei Verwendung des Casparischen Reagens färben sie sich, allerdings nicht so tiefblau wie die Gefäße, sondern mehr grünlich bis blaugelb, was auf einen nur mäßigen Grad ihrer Verholzung hindeutet. Da ich Verholzung der Siebröhrenwandungen nur in alten Stengeln fand, könnte es sich dabei vielleicht um solche Siebröhren handeln, die schon außer Funktion gesetzt sind. Verholzung von Siebröhren ist auch sonst[1]) beschrieben worden, und Ziegenspeck selbst erwähnt sie zwar nicht für Lycopodium, aber z. B. für Phormium und für Tanacetum (1925, S. 332). Im Hinblick auf spätere Ausführungen wollen wir uns merken, daß auch bei Gefäßen und Sklerenchymfasern die Verholzung der Wandungen häufig auf einen deutlich amyloidischen Zustand folgt.

Ferner wird in den alten Stengeln Sieb- und Holzparenchym in Wiesners Reagens rot, die Perizykelwandungen bis auf die stark roten Zwickel, die sich schon in einem früheren Stadium röten, werden heller rot. Die Zellwände der mittleren Außenrinde sind nicht gefärbt, im besten Fall äußerst schwach.

b) Die Wirkung der beim Amyloidnachweis benutzten Reagentien auf reine Zellulose.

Ehe ich nun versuche, dem Wesen des amyloidischen Zustandes etwas näher zu kommen, wird es sich empfehlen, diejenigen Reagentien (Säuren, Laugen usw.), die beim Studium des Amyloids weiterhin benutzt werden müssen, zum Vergleich auf reine Zellulosemembranen wirken zu lassen, weil man, wie auch Ziegenspeck betont, vielfach Gefahr läuft, mit diesen stark eingreifenden Mitteln nicht das Amyloid deutlicher zu machen, sondern unbeabsichtigterweise nicht amyloidische Zellulosewände in amyloidische zu verwandeln.

Um mir für diesen Zweck reine Zellulose zu verschaffen, ging ich nicht von Fließpapier[2]), sondern von Baumwollhaaren aus.

[1]) vgl. Schmidt 1917.

[2]) Jodwasser gibt bekanntlich auf Fließpapier einen hellblauen Fleck, stärkere JJK einen braunen Fleck mit blauem Saum. Nach Ziegenspeck kann man diesen jodbläuenden Stoff mit stark verdünnter Salzsäure in der Siedehitze oder sogar mit Wasser entfernen. Mir gelang eine vollkommene Extraktion in Wasser und verdünnter Salzsäure (2 Tropfen 32 % Salzsäure auf 100 g Wasser) während 4 Stunden in der Siedehitze nicht. Wurde aber das Papier 24 Stunden in E d J. belassen und darauf mit Wasser ausgewaschen, so trat keine Blaufärbung nach Jodzusatz mehr ein.

Ich benutzte nicht etwa „chemisch reine, käufliche Verbandwatte", da ich nicht wußte, mit welchen Mitteln diese vorher mercerisiert, gebleicht und imprägniert sein mochte, sondern Baumwollhaare, welche aus der reifen Kapsel einer im Botanischen Garten gewachsenen Baumwollstaude entnommen waren. Sie wurden mit Alkohol und Aether extrahiert und schließlich getrocknet [1]). Sie gaben die typischen Zellulosereaktionen, d. h. sofortige Verquellung in Kupferoxydammoniak, Violettfärbung mit ClZnJ, keine Blaufärbung mit JJK und Resistenz gegen Glycerin von 300°; erheischten aber gleichwohl noch eine weitere Reinigung. Denn sie enthielt, den Angaben der Literatur entsprechend noch Beimengungen von Hemizellulosen und Pektinstoffen. Diese verrieten sich dadurch, daß die Baumwolle sich mit Rutheniumrot färbte und bei Behandlung mit JJK nicht farblos blieb, sondern einen gelbbraunen Ton annahm, der bei Wasserzusatz über hellgelb verblaßte.

Zur Befreiung der Zellulose von Begleitstoffen wurde sie 1½ Stunden in 4,5 % Salzsäure am Rückflußkühler gekocht; in Rutheniumrot, JJK oder dem van Wisselingschen Amyloidreagens färbte sie sich nun nicht mehr.

Zuerst prüfte ich den Einfluß von Laugen und Säuren auf solche gereinigte Zellulose. Die Baumwolle wurde bei Raumtemperatur ¼ Stunde in 0,2 %, 2 % und 20 % Natronlauge belassen, gründlich gewässert und mit dem van Wisselingschen Amyloidreagens behandelt. Sie färbte sich nach der Einwirkung der 20 % Lauge blau [2]), war also amyloidisch geworden, während die 0,2 % und 2 % Lösung ohne Einfluß auf die nachherige Jodfärbung geblieben war [3]). In entsprechender Weise ließ ich verschieden starke Salzsäuren, 7 % (spez. Gew. 1,034), 31,5 % (spez. Gew. 1,16) oder endlich 37 % (spez. Gew. 1,19) bei Raumtemperatur 15 Minuten lang wirken. Nur die letztgenannte Säure hatte den Erfolg, daß sich die verquollenen Haare amyloidisch

---

[1]) Wesentlich gleich verhielt sich eine „ex museo botanico Berolinensi" stammende Baumwolle der hiesigen Institutssammlung (Gossypium barbadense aus Aegyptischer Saat).

[2]) 20%ige heiße Natronlauge greift nach Arthur Meyer Hemizellulosen stark an. ClZnJ färbt nach ihm hemizellulosehaltige Wandlamellen niemals tiefblau, sondern nur hellblau. Auf diese Beeinträchtigung der Färbung der Zellulose durch ClZnJ komme ich noch zurück. Schellenberg (1907, 8) kocht Baumwolle 2 Stunden lang im 3%iger Schwefelsäure aus, um „Hemizellulosen" zu entfernen. Tunmann (1913, S. 561) gibt an, daß ein Kochen in 5%iger Salzsäure während einer Stunde oder in 2½%iger Schwefelsäure während 2½ Stunden zu diesem Zweck genügt. A. Meyer sagt, die Hemizellulosen würden durch 5%ige Schwefelsäure von 90° nach einigen Stunden gelöst. Grüß läßt verdünnte Schwefelsäure 12 Stunden bei ca. 70° wirken.

[3]) Ueber starke Jodabsorption durch „mercerisierte Fasern" vgl. Schwalbe, S. 175 und 602, ferner Heuser, S. 23 ff.

mit Jod färbten, die anderen Säuren hatten dagegen die Zellulose nicht merklich angegriffen. In E. d. J. wurden solche Fasern während mehrerer Stunden (bis zu 16 Stunden) gelegt, ohne daß eine wesentliche Aenderung der Jodreaktion eintrat, sie wurden durch JJK vielleicht weniger gefärbt, aber nicht amyloidisch.

Wenn auch die in gereinigten Baumwollfasern vorliegende Zellulose nur mit einem gewissen Vorbehalt mit der, welche in Schnitten, gemischt mit anderen Zellwandbestandteilen vorkommt, verglichen werden kann, so dürfen wir vorläufig jedenfalls sagen, daß ein Verweilen der Schnitte in E. d. J. während einiger Stunden nicht die Gefahr mit sich bringt, daß Zellulose in Amyloid verwandelt wird und daß diese Gefahr auch bei Behandlung mit Säuren oder Laugen bei Raumtemperatur nur dann vorliegt, wenn diese in sehr starken Konzentrationen zur Anwendung kommen.

Ich versuchte weiter, die Baumwolle nach van Wisselingh durch Behandlung mit Glycerin von 300° rein darzustellen. Durch dieses Verfahren soll die Zellulose von Begleitstoffen befreit, selbst aber nicht verändert werden. Ganz im Einklang mit Alexandrowicz (1913, S. 4) fand ich, daß es für den Erfolg ganz wesentlich auf den Wassergehalt des verwendeten Glycerins ankommt. Die in zugeschmolzenen Glasröhrchen in Glycerin (spez. Gew. 1,26) eingeschlossenen Baumwollfasern wurden im Verlauf von etwa ½ Stunde bis auf 300° im Luftbad erhitzt und nach der Abkühlung mit Wasser, Alkohol und Aether extrahiert. Jodlösungen färbten nicht mehr blau, und die Rutheniumrotreaktion war verschwunden.

Das Gesagte gilt aber nur für den Fall, daß wir die Blaufärbung durch Jodlösungen von der angegebenen oder von einer nicht weit von ihr abweichenden Konzentration als Kriterium für die Amyloidie verwenden. Wenn wir statt dessen die starke JJK nach A. Meyer (15 Jod, 15 Jodkalium, 100 Wasser) benutzen, in welchem Falle wir nach der Einwirkung des Jods fast immer mit Wasser auswaschen müssen, um klare mikroskopische Bilder zu erhalten, so zeigt sich, daß unbehandelte Baumwolle zunächst braunviolett wird, um dann bei Wasserzusatz über violett zu verblassen. Ob dabei vorübergehend Blaufärbung auftritt, bleibt immerhin fraglich. Baumwolle dagegen, die mit so stark verdünnter Salzsäure gekocht war, daß sie nachher mit schwacher JJK keine Amyloidfärbung ergab, wurde mit dieser starken Jodlösung behandelt auf Wasserzusatz deutlich blau; ebenso verhielten sich die mit Glycerin gereinigten Fasern, auch sie wurden blau. Ob nun diese transitorische, nur durch starke Jodlösung bewirkte Amyloidfärbung eine Zellulosereaktion ist, oder ob sie durch Beimengungen bewirkt wurde, deren Entfernung nicht gelang, oder ob die Zellulose angegriffen war, müssen wir unentschieden lassen. Die Entscheidung dürfte

wahrscheinlich auf mikrochemischem Weg nicht möglich sein. Wir entnehmen diesen Erfahrungen aber die Lehre, daß zum Nachweis von Amyloid im Sinne Ziegenspecks jedenfalls nicht die starke Jodlösung nach A. Meyer, sondern eine schwächere, etwa Nr. 1 oder 2 oder das van Wisselinghsche Amyloidreagens benutzt werden soll.

c) Mikrochemie des Lycopodiumamyloids.

Wir wenden uns einer genaueren Betrachtung des Lycopodiumamyloids zu und untersuchen zuerst die Frage, welche Jodlösungen am geeignetesten sind, um Amyloid im Zentralzylinder zur Darstellung zu bringen. (Die starke Jodlösung lassen wir aus den eben angegebenen Gründen außer acht.) Dabei werfen wir nebenbei auch einen Blick auf die Reaktionen der Zellwände der Tropaeolum-Kotyledonen, des klassischen Objektes für Amyloidie.

Sehr gut eignen sich zur Blaufärbung der amyloidischen Siebteilwände und des Perizykels die oben unter 1 und 2 genannten Lösungen, von denen eine, zumal in zweifelhaften Fällen, immer Verwendung finden sollte. Bei einem Jodgehalt von ca. 0,3 % liegt etwa die untere Grenze, d. h. etwas unter dem Gehalt unserer Lugolschen Lösung. Haben die Reagenzien einen entschieden geringeren Jodgehalt, so zeigt sich bei alsbaldiger mikroskopischer Beobachtung keine Blaufärbung des Lycopodiumamyloids mehr, während Tropaeolum-Kotyledonen Jod noch aus etwas verdünnteren Lösungen unter Blaufärbung in sich aufspeichern. Jodwasser aber ist so arm an Jod, daß es weder Tropaeolum (so auch Gilson 1893), noch Lycopodium-Siebteile färbt. Chloraljod, das gelegentlich von Ziegenspeck zur Blaufärbung amyloidischer Wandlamellen mit Erfolg verwendet wurde, versagte in den von mir untersuchten Fällen. Man könnte nur daran denken, es sei möglich, die Amyloide verschiedener Pflanzen durch das Ausmaß ihres Speicherungsvermögens für Jod zu unterscheiden. Praktisch dürfte das aber äußerst schwierig sein, da offenbar der Zeitfaktor eine erhebliche Rolle spielt (so auch Tunmann, S. 362). Jodlösungen nämlich, die wegen ihres schwachen Jodgehaltes nicht sofort färben, tun dies nach einiger Zeit, was offenbar damit zusammenhängt, daß die Blaufärbung mit einer Adsorption des Jods durch die Wandungen verbunden ist. Tatsächlich färben sich Lycopodien-Siebteilwände nach einigen Minuten in etwa 0,15 % Jod haltigen Lösungen, die bei sofortiger Beobachtung versagen. Sogar eine Lösung, die nur 0,05 % Jod enthält, färbt die Siebröhren nach etwa 12 Stunden noch blau. Schwächere Lösungen ergeben dagegen bei langer Einwirkungsdauer keine Färbung mehr. Auch bei solchen langandauernden Versuchen zeigt sich Tropaeolum dem Lycopodium insofern überlegen, als es aus

stärker verdünnten Lösungen als dieses das Jod unter Blaufärbung aufnimmt[1]).

Was sind nun eigentlich die amyloidischen Membranen von Lycopodium; sind sie im wesentlichen aus einem mehr oder minder einheitlichen Kohlehydrat aufgebaut, oder ist Amyloid nur ein Begleitstoff von Zellulose, wie das für manche Reservezellulosen nachgewiesen ist (Vergl. die Untersuchungen Schellenbergs über die Endosperme von Plantago 1904. oder Grüß 1910, S. 402)?

Schon Ziegenspeck findet, daß man bei Anwendung von E. d. J. Gefahr läuft, das Amyloid aus den Wandlamellen herauszulösen. Die genauere Untersuchung zeigte mir folgendes: in E. d. J. tritt die amyloide Farbe des Siebteils nach kurzer Einwirkung der Lauge und nachherigem Wässern und Uebertragen in JJK besser hervor, als unbehandelt. Es scheint also, daß die Lauge die amyloidischen Wandungen zuerst lockert, zum schwachen Aufquellen bringt, oder, wie man sich sonst ausdrücken will (vgl. Correns, J. wiss. Bot. 1892, Bd. 23, S. 326). Auch nach etwa 4stündiger Behandlung mit E. d. J. wird die Blaufärbung in JJK noch leuchtender als zuvor, aber nach etwa 24—48 Stunden ist jegliches Amyloid verschwunden. Nunmehr geben die Lamellen, die sich vorher mit JJK bläuten, jetzt aber nicht mehr. bei der Behandlung mit ClZnJ noch typische Zellulosereaktion.

Somit dürften die mit Jod sich bläuenden Wände der Lycopodium-Siebteile und des Perizykels ein wie Zellulose reagierendes Gerüst haben, in welches Amyloid eingelagert ist. Ob es sich um mechanische Durchdringung handelt, oder ob chemische Brükken zwischen beiden vorhanden sind. ist mikrochemisch nicht klarzustellen.

Wie gegen E. d. J.. so ist ebenfalls gegen Säuren das Amyloid sehr empfindlich. Ziegenspeck zeigte, daß man es z. B. durch Kochen mit 5%iger Schwefelsäure herauslösen kann. Nach meinen eigenen Erfahrungen ist es nach kurzer Behandlung mit 10%iger Schwefelsäure bei Raumtemperatur noch unverändert. nach etwa 1—2 Tagen aber verschwunden. In 31.5%iger Salzsäure (spez. Gew. 1.16) war es nach 1 Stunde noch vorhanden. nach 4 Stunden aber verschwunden. In 45%iger Salpetersäure (spez. Gew. 1,285) verhält es sich ähnlich: diese Säure wirkt, wie es scheint, etwas schwächer. Für gründliches Auswaschen der Säure vor der Jodbehandlung wurde Sorge getragen. In allen Fällen ließ sich, wenn das Amyloid durch die

[1]) Hiernach war die Frage durchaus berechtigt, ob nicht vielleicht das van Wisselingsche Amyloid-Reagens auch echte Zellulose blau färbt, wenn man nur hinreichlich lange einwirken läßt. Das scheint aber nach entsprechenden Versuchen mit Baumwolle nicht der Fall zu sein.

Säure entfernt war, ein zurückbleibendes Skelett nachweisen, das sich mit ClZnJ wie Zellulose färbte.

Die Wirkungsweise von Alkalien untersuchte ich nur summarisch. Wenn nach 24stündiger Wirkung einer 2%igen Natronlauge bei Raumtemperatur oder nach kurzem Aufkochen in 20%iger Kalilauge die Siebteile sich mit JJK noch blau färbten, so spricht das für eine ziemliche Resistenz gegen diese Mittel. Doch könnte bei der Wirkung stärkerer Alkalien auch schon eine Veränderung der Zellulosegrundlage (Mercerisierung) eingetreten und dadurch die Blaufärbung bewirkt sein.

Gelingt es somit, aus dem Siebteil durch geeignete Mittel (Säuren, E. d. J.) das Amyloid herauszulösen und zu einem Gerüst zu gelangen, das wie Dextroso-Zellulose reagiert, so ging nun mein Bestreben dahin, dies Gerüst herauszulösen, um zu untersuchen, ob dann Amyloid übrig bleibt. Es wurden daher Schnitte in der üblichen Weise mit Kupferoxydammoniak (A. Meyer, Praktikum 1915, S. 242) behandelt. Wirkte dieses Reagens etwa einen Tag lang, so zeigte sich, daß dann alle Zellulose[1]) aus dem Siebteil und Perizykel verschwunden war. Legte man solche der Zellulose beraubten Schnitte in JJK, so färbten sich alle vorher amyloidischen Teile, also Siebröhren usw. nach wie vor blau. Das Amyloid widersteht also dem Kupferoxydammoniak, jedenfalls für die Dauer mehrerer Tage. Behandelt man die Lycopodiumschnitte, bevor sie in Kupferoxydammoniak gebracht werden, 15 Minuten mit verdünnter Schwefelsäure bei Raumtemperatur, so verändert sich das Bild der amyloidischen Zellen nicht wesentlich, nur sind sie etwas stärker verquollen. Wendet man dagegen stärkere Säuren längere Zeit an, mit anderen Worten, zerstört man vor der Lösung der Zellulose auch das Amyloid mehr oder weniger, so bleiben nachher im Zentralzylinder bestenfalls um die Holzteile herum verquollene, undeutliche Reste von Zellwänden übrig, die weder auf Jod noch auf ClZnJ reagieren.

Wir werfen jetzt einen Blick auf die Zellen der mittleren Außenrinde, die sich mit ClZnJ violett färben, mit JJK aber farblos bleiben. In Kupferoxydammoniak sind sie nach 76 Stunden ungelöst und geben noch mit ClZnJ Zellulosereaktion, auf JJK Zusatz haben sie einen amyloidischen Schein[2]). Die Resistenz gegen Schweizers Reagens läßt sich auch bei direkter mikro-

[1]) Die verholzten Lamellen der Gefäße und Sklerenchymfasern färben sich in ClZnJ auch nach Kupferoxydammoniakbehandlung noch blau. Es sei verwiesen auf van Wisselingh (Handb. d. Pflanzenanatom., 1925, S. 122 u. 241, hier auch Literaturangaben).

[2]) Starke Ammoniaklösungen blieben auf die Rindenzellen ohne Einfluß.

skopischer Beobachtung erweisen: Legt man Querschnitte durch Lycopodiumstengel in Kupferoxydammoniak unter das Deckglas, so sieht man, daß die Rindenzellwände sich innerhalb einer Stunde garnicht verändern. In Uebereinstimmung mit vielen in der Literatur niedergelegten Erfahrungen ändert sich das, wenn die Schnitte vorher längere Zeit mit E. d. J. behandelt worden sind. Die Rindenzellwände verschwinden dann in Kupferoxydammoniak unter Verquellung sehr bald, und es bleiben nur schwer zu deutende Reste übrig, mit denen man mikrochemisch kaum mehr arbeiten kann. Gelangen die Schnitte nach dem Auswaschen des Kupferoxydammoniaks dann in ClZnJ. so zeigen sich in der Außenrinde schöne Gilsonsche Kristalle.

Wichtiger ist eine andere Erscheinung: Die ursprünglich ganz und garnicht amyloidischen Zellwände der mittleren Außenrinde, die sich dadurch scharf von den Siebteilen und Perizykelmembranen unterscheiden, werden sehr bald amyloidisch, wenn man die Schnitte eine Zeit lang — ca. 4 Stunden — in E. d. J. legt. Sie färben sich nunmehr mit JJK zwar nicht leuchtend, aber doch deutlich blau mit einem Stich ins graue. Nach längerer Behandlung mit E. d. J. schwindet im Jodpräparat wieder der amyloidische Zustand. Hier wird also das Amyloid durch E. d. J. überhaupt erst sichtbar, um dann gelöst zu werden. Die Wände färben sich nach dem Herauslösen des Amyloids mit ClZnJ nach wie vor violett. Offenbar sind sie im Prinzip ganz ähnlich gebaut, wie die Siebteilmembranen. Warum allerdings im Gegensaz zu diesen die Amyloidreaktion bei jenen „maskiert" ist und das Amyloid durch E. d. J. erst sichtbar wird, muß zweifelhaft bleiben. Nur soviel können wir aus unseren Versuchen mit Baumwollfasern schließen, daß es sich nicht um eine Amyloidisierung von echter Zellulose durch E. d. J. handelt. In diesem Falle wäre ja auch nicht zu verstehen, warum die amyloidische Färbung der Rindenzellen nach hinreichend langer Behandlung wieder schwinden sollte.

Noch ein zweiter Punkt ist hier beachtenswert, auf den nebenher verwiesen sei. Wenden wir nicht, wie üblich, eine Lauge von pH 8 (d. h. ein Gemisch von Na O Cl und H O Cl an), so bleiben die Wände der Rindenzellen unverändert, sie werden nicht amyloidisch. Diese Umwandlung ist also nur durch eine E. d. J., in welcher sich freie OH-Ionen finden, zu erreichen. Wir haben hier ein besonders instruktives Beispiel für jene schon von Ziegenspeck genannten Fälle, in welchen Umwandlungen von Membranreaktionen nur durch alkalisch reagierende E. d. J. bewirkt werden.

Nunmehr wurde die Wirkung von Glycerin bei erhöhter Temperatur auf Amyloid studiert. Erhitzte ich Lycopodiumschnitte in Glycerin (Glycerin bidest. D. A. B. 6) bis auf ca 250°. so war die Amyloidreaktion zwar noch vorhanden, aber geschwächt. Falls ich im Laufe von 40 Minuten auf 300° erhitzte und dann langsam abkühlen ließ. so war alles Amyloid

verschwunden, während die ClZnJ-Reaktion im Siebteil und in der Rinde erhalten war.

Anschließend sei erwähnt, daß ich versuchte, einen Anschluß an die klassischen Arbeiten von Correns (1894) zu gewinnen, indem ich untersuchte, ob sich amyloidische Membranen mit Millons Reagenz färbten. Das ist nicht der Fall, vielmehr färben sich in dieser Lösung die Epidermis, zumal ihre Außenwände, deutlich rot, auch die Sklerenchymfasern, nicht aber der Siebteil.

Wie verhält sich nun das Lycopodium-Amyloid gegen Wasser? Winterstein gewann sein Tropaeolum-Amyloid durch 8stündiges Auskochen gepulverter Samen mit destilliertem Wasser und nachherigem Fällen mit Alkohol. Kochte ich Querschnitte von Lycopodium clavatum 3—4 Stunden lang in reinem Wasser, so war nachher die JJK-Reaktion in den Siebröhrenwandungen genau so deutlich wie vorher. Die Grenze der Nachweisbarkeit durch verdünnte Jodlösungen hatte sich ebenfalls nicht verschoben; auch in E. d. J. war es durch das Kochen im Wasser nicht leichter löslich geworden. Die ClZnJ-Reaktion hatte keinerlei Veränderung erlitten. Als in einem weiteren Versuch die Schnitte am Rückflußkühler 3 Tage lang gekocht waren, zeigte sich keine mikroskopisch nachweisbare Abnahme des Amyloidgehaltes: die Blaufärbung durch Jodlösungen war eher deutlicher geworden. Erst nachdem die Schnitte etwa 100 Stunden ununterbrochen gekocht waren, zeigte sich, daß nunmehr schwache Jodlösungen, die sonst das Amyloid deutlich blau färbten, versagten, besonders beim Perizykel und Siebparenchym, weniger bei den Siebröhren. Es mußten nun etwas stärkere Jodlösungen zum Amyloidnachweis genommen werden, wohl ein Zeichen dafür, daß allmählich Amyloid in Lösung gegangen oder sonst verändert war. Jedenfalls ist das Lycopodium-Amyloid gegen heißes Wasser auffallend resistent. In ClZnJ färbten sich nach der langen Extraction mit heißem Wasser die Wände des Siebteils, Perizykels, schön blau, die der Siebröhren heller blau. Auch die mittleren Rindenzellen gaben Zellulosereaktion. Auffallend war, daß in all diesen Wänden nunmehr eine sonst nicht sichtbare, mit ClZnJ nicht färbbare Mittellamelle auftrat. Die innerste Schicht der Siebröhrenwände färbte sich dunkler blau mit ClZnJ als die äußere, in JJK blieb sie farblos. Amyloidische Zwickel traten im Perizykel, im Sklerenchym und der mittleren Außenrinde deutlich nach dem Kochen hervor.

Kurz sei noch ein Blick auf die Rutheniumrot-Reaktion geworfen. Die amyloidischen Wände wurden durch dieses Reagens leicht gefärbt, aber nicht auffallend stark. Man kann daher sagen, daß Amyloidie und Färbbarkeit durch Rutheniumrot hier nicht parallel gehen. Nach längerer Behandlung mit verdünnter Salzsäure oder E. d. J. blieben die Siebteile in Rutheniumrot farblos.

Schließlich wurden im Anschluß an die bekannten Versuche von Biedermann, Alexandrowicz und Haberlandt,

auf die verwiesen sei, einige Versuche über die Verdaulichkeit der amyloidischen Membranen von Lycopodium durch Schneckencytase angestellt.

Hungrige Schnecken (Helix pomatia und Limax agrestis) fraßen die vorgelegten Querschnitte durch Lycopodiumstengel nicht, auch dann nicht, wenn diese vorher mit Wasser, Alkohol und Aether ausgelaugt waren. Der Versuch, die Tiere mit dem Untersuchungsmaterial zu füttern und in den Exkrementen die Reste zu sammeln und mikroskopisch zu betrachten, mußte somit aufgegeben werden. Statt dessen wurde Helix pomatia seziert und der Magensaft in einem Uhrschälchen gesammelt. Schon nach 5 Stunden (Raumtemperatur) waren in mit Alkohol und Aether extrahierten Schnitten Siebteil und Perizykel zum größten Teil durch den Magensaft gelöst, weder JJK noch ClZnJ ergaben Färbungen dieser Gewebe. Nur die allerinnerste Schicht der Siebröhrenwandungen blieb als sehr dünnes, mit Jod und ClZnJ sich nicht färbendes Häutchen übrig. Im Gegensatz dazu waren die Zellwände der Mittelrinde nach 48stündiger Einwirkung noch unangegriffen und färbten sich mit ClZnJ violett wie zuvor [1]).

Die Löslichkeit der amyloidischen Lycopodiumwände in Schneckencytase scheint mir aus dem Grunde recht beachtenswert, weil in den Haberlandtschen Versuchen diejenige Modifikation der Zellulose, welche in den Wänden der Siebteile und des Kollenchyms der Kohlblätter vorliegt, durch den Verdauungssaft von Schnecken nicht angegriffen wurde, obwohl eben diese Gewebe solche Wände haben, welche von Ziegenspeck als amyloidisch bezeichnet werden.

Ein Punkt ist noch genau zu diskutieren: Ist jenes Gerüst, welches in den Wandungen der Lycopodiumsiebröhren nach Herauslösung des Amyloids zurückbleibt, sich mit ClZnJ violett färbt und in Kupferoxydammoniak löslich ist, wirklich Zellulose [2]), d. h. Dextrosozellulose, obwohl es sich von dieser durch leichte Löslichkeit in Schneckencytase unterscheidet? Eine ähnliche Frage legte sich u. a. auch schon Schellenberg vor, als er über die chemische Natur jenes Gerüstes nachdachte, aus welchem er die Hemizellulosen aus seinen Objekten herausgelöst hatte; er kam damals schon zu dem Ergebnis, daß in einigen

[1]) Bemerkenswerterweise wurden die Verdickungsschichten des Sklerenchyms, die sich mit ClZnJ färbten, also noch nicht verholzt waren, die aber in älteren Stadien mehr oder minder stark verholzen, im Schneckensaft gelöst, sie verhalten sich also ebenso, wie die Wände der Siebteile und anders als die der mittleren Rindenzellen.

[2]) Merkelbach (1907) unterzog ganze Pflanzen von Lycopodium clavatum der makrochemischen Analyse. Die Hemizellulosen lieferten bei der Hydrolyse Arabinose, Galaktose, Mannose und Methylpentosan; die Zellulose ging in Galaktose, Mannose und Dextrose über.

Fällen eine „besondere Modifikation" von echter Zellulose vorlag.

Unter Hinweis auf die ähnlichen Ausführungen von Alexandrowicz (l. c. S. 22) glaube ich, etwa folgendes sagen zu dürfen: Durch Lüdtke ist nachgewiesen, daß Xylan und Mannan ebenso wie echte Zellulose in Kupferoxydammoniak löslich sind[1]). Ferner fand er, daß sich Mannan B und Xylan mit ClZnJ violett färben lassen. Diese Polysaccharide zeigen also dieselben Reaktionen wie die Dextrosozellulose, und somit ist eine Unterscheidung dieser von jenen durch die von mir angewandte Methode auf mikrochemischem Weg nicht möglich. Denn offenbar könnte jenes wie Zellulose reagierende Gerüst auch aus Mannanen, Xylan oder eine Mischung solcher Stoffe mit Zellulose bestehen. Nach einer Angabe von Lüdtke (1927, S. 212) soll sich Mannan B zwar mit ClZnJ, aber nicht mit Jodschwefelsäure blau färben. Das Gerüst, welches nach Herauslösen des Amyloids übrig bleibt, zeigt auch die letztgenannte Zellulosereaktion.

Weitere Versuche über die Frage, ob sich Dextrosozellulose und Mannan bezw. Xylan durch ihr Verhalten gegenüber Glyzerin von 300° unterscheiden lassen, sind in Aussicht genommen.

Fassen wir zusammen, so ergibt sich ein recht komplizierter Bau der amyloidischen Zellwandlamellen der Lycopodiensiebteile. Es handelt sich um Lamellen, in welchen eine die üblichen mikrochemischen Zellulosereaktionen gebende Substanz gemischt mit dem Amyloid in wechselndem Verhältnis vorkommt, und zwar derart, daß das Verhältnis Amyloid zu Zellulose in den Siebteilen größer ist als in den Siebparenchymzellen und den Zellen des Perizykels. Außerdem enthalten sie offenbar Pektinstoffe, und endlich kann im Alter bei den Siebröhren und anderen Siebteilelementen noch Verholzung eintreten.

Nachdem wir bis jetzt die Mikrochemie erwachsener Stadien des Lycopodiumstengels behandelt haben, wenden wir uns mit wenigen Worten dem Vegetationspunkt und den benachbarten jugendlichen Zuständen zu. Ich verweise auf die Angaben von Ziegenspeck (1925, S. 289). Machte ich aus freier Hand tunlichst nahe am Sproßscheitel einen Querschnitt, auf dem mit Phloroglucin noch keinerlei Verholzung zu beobachten war, so

[1]) Siehe auch A. Meyer, Praktikum 1915, S. 41.

[2]) Dieses mit JJK der ständig benutzten Konzentration farblos bleibende Gerüst nahm auf Zusatz der starken Jodlösung (S. 18) genau wie die gereinigten Baumwollfasern (S. 18) eine blaue Färbung an. Ich lasse es auch hier unentschieden, ob dies eine typische Dextroso-Zellulosereaktion bedeutet, ob sie einen Hinweis auf bestimmte physikalische Membraneigenschaften bietet, oder ob andere noch unbekannte Stoffe diese Bläuung bedingen.

färbte ClZnJ dessen sämtliche Wandungen blau: nur die Zwickelfüllungen im späteren Sklerenchym, die offenbar aus zellulosefreiem Amyloid bestehen und evtl. später verholzen, blieben farblos. Legte ich solche Schnitte nach vorherigem kurzem E. d. J.-Bad in JJK, so färbten sich alle Elemente im Zentralzylinder, zumal auch die Gefäßprimanen blau. Außerhalb des Zentralzylinders war die mittlere Außenrinde nur wenig amyloidisch. In manchen Fällen fiel die Reaktion sehr zweifelhaft aus. Umso deutlicher färbten sich die Wände der späteren Sklerenchymfasern und zwar ihre Verdickungsschichten weniger als ihre Mittellamellen. Am intensivsten blau aber waren die in ClZnJ farblosen Zwickelfüllungen [1]) des Sklerenchyms.

Da ein Längsschnitt in JJK eine, wenngleich nicht eben starke Amyloidfärbung der gesamten Urmeristemzellen zeigte, darf man wohl mit Ziegenspeck sagen, daß alle Zellwände den Amyloidzustand durchlaufen, die der mittleren Außenrinde besonders schnell.

Schneiden wir nun quer, etwa 1 cm unter dem Scheitel und legen den Schnitt in ClZnJ, so sind Siebröhren und Perizykel blau, die Gefäßwandungen gelbbraun oder, falls die Gefäße noch nicht oder nicht stark verholzt sind, blau. Das Sklerenchym reagiert mit hellblauer Farbe, es wird heller als die Rinde. In JJK färben sich in diesem Entwicklungszustand Siebröhren und Perizykel hellblau, die Gefäße gelb bezw. jüngere Gefäße hellgelb. Sie sind also aus ihrem amyloidischen Zustand schon herausgetreten. Das Sklerenchym in der Rinde färbt sich hellgelb mit blauen Zwickeln. Die mittleren Rindenzellen sind farblos gelblich, jedenfalls ganz und garnicht amyloidisch, es sei denn, das E. d. J. eine Zeit lang eingewirkt hat.

Der auffallendste Gegensatz zwischen Ziegenspeck und mir besteht darin, daß Ziegenspeck, der selbst in anderen Fällen eine Verholzung vorher amyloidischer Wandungen findet, im jungen Holzteil von Lycopodium nur schwache Amyloidfärbung sah, während mir diese in den jugendlichen, noch nicht verholzten Gefäßwandungen besonders deutlich entgegen trat.

Es dürfte sich nunmehr empfehlen, die am Lycopodium-Amyloid erhaltenen mikrochemischen Ergebnisse mit eigenen Befunden und den Angaben früherer Forscher, zumal Gilsons oder A. Meyers, an dem Tropaeolum-Amyloid noch etwas genauer zu vergleichen. Auf die recht umfangreichen Untersuchungen — ich unterzog außerdem noch das Endosperm von Phytelephas denselben Reaktionen — sei im Einzelnen nicht eingegangen. Sie

[1]) Auf amyloidische Zwickelfüllungen soll in einer anderen Arbeit näher eingegangen werden.

zeigten mir ziemlich dieselben Resultate, wie sie bei den oben genannten Autoren zu lesen sind. Im großen und ganzen dürfen wir sagen, daß die mikrochemische Beobachtung recht übereinstimmende Ergebnisse zeitigt. Nur fand ich, daß das Amyloid von Tropaeolum nicht so schwer in Kupferoxydammoniak löslich war als das von Lycopodium, denn nach mehrtägiger Einwirkung verschwand es völlig. Es wäre aber übereilt, aus diesen Beobachtungen Schlüsse über chemische Uebereinstimmung zu ziehen.

d) Deutung des Amyloids.

Nach Erledigung des Lycopodiumamyloids wollen wir versuchen, zu der Deutung, welche Ziegenspeck seinen Beobachtungen gibt, Stellung zu nehmen. Das ist freilich nicht ganz leicht, weil er sein Amyloid bald als Vorstufe der Zellulose, bald allgemeiner als Vorstufe von Wandkohlehydraten anspricht.

Durch ihre Einfachheit bestechend ist fraglos die Annahme, daß das Amyloid in den verschiedenen Geweben von Lycopodium ein und derselbe Stoff ist und zwar, kurz gesagt, ein Dextrosoamyloid, d. h. der Stoff, welcher aus reiner Zellulose durch Einwirkung von Chlorzink, Schwefelsäure, oder anderen Quellungsmitteln entsteht. Es wäre dann als Vorstufe der Dextrosozellulose zu betrachten, die in einigen Geweben sehr schnell in solche übergeht und so aus dem mikroskopischen Bilde verschwindet, in anderen Fällen (Siebteil usw.) aber lange erhalten und in Schnitten durch Dauergewebe auf Jodzusatz auch sichtbar bleibt. Ein Skeptiker wird aber mit viel Recht sagen, daß das vorläufig nicht beweisbar ist. Zunächst wäre es ja garnicht ausgeschlossen, daß jenes Amyloid, welches wir in der Nähe des Vegetationsscheitels sehen, wirklich eine Vorstufe der Zellulose darstellt, daß aber das Amyloid der Siebteil- und Perizykelwände etwas anderes ist, vielleicht ein Stoff, der dem Amyloid von Tropaeolum nahesteht, also beim chemischen Abbau keineswegs nur Dextrose ergeben würde. Und noch an eine andere Möglichkeit wäre zu denken: nämlich, daß der Stoff, welcher die meristematischen Zellen des Vegetationspunktes amyloidisch macht, später gar nicht durch Umwandlung in andere Wandkohlehydrate verschwindet, sondern z. B. in der Rinde nur maskiert wird und als Bestandteil in den Wandungen der Dauergewebe erhalten bleibt. Dafür spricht die oben erwähnte Erscheinung, daß nach längerer E. d. J.-Behandlung in den Zellen der Mittelrinde, die vorher keine Amyloidreaktion ergaben, Amyloid deutlich nachweisbar war. Die Annahme, das Amyloid bei Lycopodium sei gar kein reines Dextrosoamyloid, sondern enthalte auch Pentosen, wird vielleicht dadurch etwas wahrscheinlicher, daß, wie oben ausgeführt, Wandungen, die später ver-

holzen, vorher besonders deutlich amyloidischen Charakter haben[1]) und daß den verholzten Zellwänden allgemein ein reicher Pentosangehalt[2]) eigen ist.

2. Amyloid in verschiedenen Pflanzen und besonderen Geweben.

Es sollen nunmehr im engen Anschluß an Ziegenspeck einige Beobachtungen mitgeteilt werden, welche amyloidische Zellwände anderer Pflanzen und besonderer Gewebe betreffen. Es konnte dabei nicht daran gedacht werden, alle diese Fälle in ähnlicher Weise durchzuarbeiten, wie ich es beim Amyloid von Lycopodium versucht habe. Auch hier wurden zum Amyloidnachweis die oben unter 1 oder 2 genannte JJK verwendet. Falls nötig, ging der Jodfärbung eine kurze Behandlung mit E. d. J. voraus. Es wurden also nur so milde Mittel angewendet, daß eine Umwandlung von Zellulose in Amyloid nicht zu befürchten war.

a) Thallophyten und Kormophyten.

Zunächst sei ein kurzer Blick auf einige Thallophyten geworfen, wobei Pilze und Algen außer acht gelassen werden. Bei Laubmoosen kann ich [redacted] die Angaben Ziegenspecks, wenigstens, soweit ich darüber Untersuchungen angestellt habe, bestätigen. Bei Lebermoosen beobachtete er (vgl. auch Luehr) Amyloid nur an den Spitzen der Rhizoiden von Dumortiera und Lepidozia, während sich andere Spezies „leider" anders verhielten. Ferner gelang es ihm einmal bei einem Metzgeria-Rhizoid nachzuweisen, daß von der Basis zur Spitze Zellulose, Kollose, Amyloid in der Wand aufeinander folgten. Diese, in einem kritischen Referat von Noack (Z. Bot. 1926, Bd. 18, S. 56) mit Recht als interessant bezeichnete Beobachtung, habe ich nie machen können. — Ich selbst fand in der Seta des Sporogoniums bei Lophocolea bidentata eine auffallende Färbbarkeit der Zellwände mit JJK, zumal solange die Seten noch nicht ausgewachsen waren. Die Membranen der Zellen waren dick und gequollen im Vergleich mit den schon gestreckten Zellen. Doch auch diese färbten sich deutlich blau mit Jod, zumal nach Aufhellung mit E. d. J. Zweifellos liegt hier ein besonders günstiges Objekt für eine wirklich exakte Analyse in mikrochemischer Hinsicht vor; auch wäre es sicher möglich, durch mikrometrisch-plasmolytische Unter-

[1]) Wie Luehr (1928, S. 202) mit Recht sagt, hat van Wisselingh in Lamellen zweifellos schon Amyloid gesehen, die kurz vor der Verholzung stehen. Er sagt nämlich (1925, S. 93) da, wo er die Entwicklung der tertiären Wandungen in Endodermiszellen beschreibt, folgendes: „Die älteren Schichten haben schon eine Verholzung erfahren, wenn man bei der jüngsten noch davon nichts beobachtet. Durch JJK-Lösungen und ein wenig verdünnte Schwefelsäure wird diese unter starker Aufquellung blau gefärbt, wodurch sie sich von den älteren Schichten unterscheidet."

[2]) Vgl. van Wisselingh 2, S. 100.

suchungen einen genauen Einblick in die physikalischen Eigenschaften solcher Membranen (Dehnbarkeit, Elastizität) zu gewinnen.

Bei der Betrachtung der Kormophyten wurde in der Hauptsache auf die Amyloidie der Siebteile[1]) geachtet. Die Angaben Ziegenspecks bezüglich der Pteridophyten sind zu bestätigen. Vielfach war allerdings eine Vorbehandlung mit E. d. J. unerläßlich, um eine einwandfreie Amyloidfärbung zu erhalten, z. B. bei Scolopendrium, Aspidium filix mas und Pteridium aquilinum. Bei anderen Pflanzen trat dagegen auf Jodzusatz ohne weiteres Blaufärbung der Siebröhren auf, so bei Equisetum arvense und maximum, Davallia spec., Osmunda regalis, Nephrolepis spec. und Botrychium lunaria. Bei Selaginella inaequalifolia und Martensii, sowie bei Psilotum waren die Siebröhren nur der jungen Sprosse amyloidisch, in älteren Teilen blieben sie trotz Aufhellungsmittel auf Jodzusatz farblos. Hier liegt also ein Fall vor, daß nur in jungen Teilen Amyloid nachzuweisen ist.

Einige Gymnospermen wie Thuja occidentalis, Picea excelsa, Taxus baccata, Larix decidua und Pinus pinea ließen in jungen Trieben nur schwer und unsicher die Blaufärbung der Siebteile mit Lugolscher Lösung erkennen. Lediglich bei Gingko biloba und Picea omorica war eine leichte Bläuung zu erreichen, die aber erst nach Anwendung des Aufhellungsmittels deutlich wurde.

Die Siebteilmembranen der Monokotylen nahmen ebenfalls auf Jodzusatz dieses unter Blaufärbung auf. Ein besonders günstiges Objekt ist Coix lacrima. Die Stengelquerschnitte zeigen hier in jungen und älteren Siebteilen ohne vorherige Aufhellung in Jodlösungen deutlich blau gefärbte Membranen. Bei Zea Mays untersuchte ich zunächst junge Pflanzen. Ich stellte Querschnitte durch den Grund des jungen Internodiums her und konnte schon ohne E. d. J. die blaue Tönung der Siebteilmembranen sehen, die nach der Aufhellung wesentlich stärker wurde. In älteren Siebteilen war die Farbe teilweise schwächer. Ganz ähnlich verhielten sich die Siebteile von Pennisetum latifolium. Bei Poa annua dagegen war mir die deutliche Wahrnehmung einer Färbung weder in älteren noch in jüngeren Teilen möglich. Erst nach E. d. J.-Behandlung kam eine schwache Bläuung zum Vorschein. Bei Panicum sanguinale sah ich in nicht

---

[1]) Auf die Wandlamellen in den Siebteilen von Holzgewächsen, die einer genaueren Untersuchung rücksichtlich ihrer Färbbarkeit durch JJK noch wert wären und welche prinzipiell ebenso, wie wir es bei Lycopodium nachgewiesen haben, nach Herauslösen der „Hemizellulosen" ein Gerüst von „Zellulose" hinterlassen (Schellenberg, 1905, S. 41), kann hier nicht eingegangen werden.

zu dünnen Schnitten Siebteile mit blauer Tönung. Ein Unterschied in der Intensität der Färbung in jüngeren und älteren Siebteilen war deutlich. Phleum pratense, Scirpus silvaticus und Eulalia japonica zeigten dagegen mit und ohne Lauge keine eindeutige Blaufärbung der Membranen.

Bei den Dicotylen ist das Vorkommen von Amyloid ebenfalls vorzugsweise in jungen Siebröhren außerdem noch in Kollenchymen und Zwickeln zu erkennen. Auch hier verhalten sich diese Membranen sehr verschieden, teils — bei Zwickeln — geht die Blaufärbung ohne vorherige Einwirkung von E. d. J. vor sich, teils ist diese Behandlung unbedingt erforderlich — meist bei Siebröhren und Kollenchymen —, um einigermaßen klare und sichere Bilder zu erhalten. Im allgemeinen aber sind Ziegenspecks Beobachtungen zu bestätigen, der eine erhöhte Aufnahmefähigkeit von Jod unter Blaufärbung in den Wänden junger Siebröhren, Kollenchymen [1]) und Zwickeln nachwies.

Bei Eichornia spec. sind in jungen Teilen des Blattstiels die sklerenchymatischen Belege der Leitbündel durch starke Blaufärbung mit Lugolscher Lösung ausgezeichnet, sie geben in allen Teilen Holzreaktion. Nach dem Herauslösen des Lignins läßt sich mit ClZnJ Zellulose nachweisen. Eine Uebergangsstufe zwischen Amyloid und Lignin, die mit Jodlösung keine Bläuung zeigt, konnte ich nicht erkennen.

b) Interzellularräume.

Ziegenspeck fand Amyloid auch bei der Entstehung von Interzellularen. Ich verfolgte bei Sagittaria sagittifolia deren Ausbildung, ohne ein Amyloidstadium der beteiligten Zellmembranen zu beobachten. In der Mittelrippe des Blattes sind die kollenchymatisch verdickten Zellwände mit Amyloidzwickeln versehen, eine Amyloidie der Siebröhrenwände ist nicht eindeutig zu erkennen.

Bei Echinodurus muricatus ging anscheinend die Interzellularbildung ebenfalls ohne sichtbares Amyloidstadium der Membranen vor sich.

Auch die weiße Seerose ließ bei der Interzellularbildung im Gegensatz zu der von Ziegenspeck untersuchten Nuphar advena kein Amyloid erkennen in den Membranen, welche bei der Vergrößerung des Luftraumes — im Querschnitt betrachtet — eine starke Dehnung auf etwa das 3fache der anfänglichen Länge erfahren. Sie sind zwar durchweg stark lichtbrechend, doch war

---

[1]) Auf das Kollenchym wird bei anderer Gelegenheit genauer einzugehen sein. Bei Plantago lanceolata ist es u. a. deutlich durch Jodlösungen blau zu färben. Aster tripolium zeigt im Kollenchym und den sklerenchymatischen Leitbündelbelegen gute Amyloidfärbung, soweit die Membranen der letzteren nicht schon verholzt sind.

[2]) vgl. Zimmermann, A., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Tübingen 1893, Bd. 1, S. 198.

in meinen Präparaten von „tiefblauen Farbtönen" keine Rede. Amyloidzwickel waren in den Siebteilelementen und im Grundparenchym zu sehen. Die gleiche Beobachtung machte ich bei Nymphaea micrantha coerulea.

c) Milchröhren.

De Bary schreibt: „Sämtliche Milchröhren haben anscheinend sehr wasserreiche, glatte oder flach getüpfelte Zellulosewände, welche häufig die charakteristische Jodreaktion der Kollenchymwände zeigen" (S. 193). In der Tat stellte auch Ziegenspeck fest, daß Milchröhrenwandungen gute Objekte sind, um die Amyloidie zu studieren[1]). Ich fand z. B. in einem Kurztrieb einer stattlichen Pflanze von Euphorbia splendens die dickwandigen Röhrenwandungen amyloidisch hervortreten, ebenso in einem Blattstiel die hier dünnwandigen Milchröhren. Nach E. d. J.-Behandlung während 20 Minuten war die Amyloidie der gequollenen Wände noch deutlicher zu beobachten. Auch in 12.5 % Schwefelsäure verquellen die Wände stark und werden auf Jodzusatz blau.

Ich verglich Querschnitte durch verschieden alte Teile, einmal solche, die direkt unter dem Vegetationspunkt geführt, ferner solche, die in 4 cm Entfernung vom Vegetationspunkt hergestellt waren und endlich solche, die aus ganz alten Stammstücken stammten. Alle zeigten die Milchröhrenwandungen amyloidisch. Wie es schien, waren die aus den ältesten Stammstücken weniger gefärbt. In ClZnJ wurden sie leuchtend blau unter starker Verquellung ihrer Membranen. Ich untersuchte hier den Einfluß stärkerer Säuren (45%ige Schwefelsäure). Erst wenn die Säure mehrere Tage lang gewirkt hatte, ging die Amyloidie zurück, aber ClZnJ färbte nach wie vor die Milchröhren intensiv blau. Was das Grundparenchym betrifft, so waren in jüngerem Material seine Zellen ebenfalls amyloidisch, jedoch kaum in älteren.

Ein gutes Beispiel für den Amyloidgehalt der Milchröhren bietet ferner Hoya carnosa. Legt man Querschnitte durch ausgewachsene Sprosse in Jodlösungen, so ist die Amyloidie der Milchröhren ganz ohne Frage, die des Parenchyms etwas zweifelhaft. Nach 10 Minuten langer Vorbehandlung mit E. d. J. werden die Wandungen des Grundparenchyms, des Siebteils, des Cambiums und der Milchröhren blau. Schwefelsäure bringt zum Verquellen, aber die Amyloidie bleibt erhalten. Interessant war es, den ausgewachsenen Blattstiel zu vergleichen. Es zeigte sich, daß hier eines derjenigen Objekte vorliegt, in welchen auch die

[1]) Ueber Mikrochemie der Wandungen der Milchröhren siehe auch Chimani (1895, S. 314 und 389).

erwachsenen Partien sich als außerordentlich amyloidisch erweisen. Nach 4stündiger Einwirkung von E. d. J. erwies sich sogar das Amyloid des erwachsenen Blattstiels deutlicher als das in jungen Teilen. Nach 4stündigem Belassen in 10 %iger Schwefelsäure war das Parenchym erwachsener Blattstiele verquollen und amyloidisch, im jungen Internodium waren nach solcher Schwefelsäurebehandlung nur die Milchröhren noch durch Jod blau zu färben.

d) Epidermis und Wassergewebe.

Schon de Bary und vielen anderen Forschern war der eingangs erwähnte eigenartige Glanz der Epidermiszellwandungen aufgefallen, die de Bary veranlaßten, folgendes zu schreiben (S. 77): „Die Zellulose der Epidermiszellwände besteht anscheinend in den meisten Fällen aus jener wasserreichen, stark lichtbrechenden Modifikation der Zellulose, die ihre charakteristische Ausbildung in den Kollenchymzellwänden zeigt." Dementsprechend war in der Epidermis Amyloidie häufig anzutreffen. Ich erinnere an die Lycopodium-Epidermis. Auch in anderen Fällen, z. B. in Epidermiswänden der scheidenförmigen Schachtelhalmblätter, des Labiatenstengels, der Echinodurusblätter ist die Blaufärbung durch JJK nachweisbar. Beim letzten Beispiel sind die am stärksten sich dehnenden Längswände durch bessere Blaufärbung ausgezeichnet. Die Zelle dehnt sich, wie Ziegenspeck sagt, in der Richtung des lokal vorhandenen Amyloids.

Ich beschränke mich darauf, noch einige Mitteilungen über die Zellwände von Wassergewebe zu machen. Als gute Beispiele seien die Blätter von Ficus elastica genannt. Schon bei Behandlung in JJK kann man leicht die amyloidische Färbung des unter der oberen Epidermis gelegenen Wassergewebes beobachten, während die des Mesophylls zweifelhaft ist. In jungen Blättern ist sie deutlicher als in älteren. Nach Behandlung mit Säuren, z. B. 25 %iger Salzsäure (vergl. Ziegenspeck 1925), während einiger Minuten ist die Amyloidie des Wassergewebes besonders klar zu sehen, während sie im Mesophyll nach wie vor zweifelhaft bleibt. Sie schwindet jedoch, wenn man die Säure zu lange, etwa 4 Stunden oder mehr wirken läßt. Um damit ein Blatt zu vergleichen, bei welchem das Wassergewebe nicht der Epidermis entstammt, wurden Oleanderblätter untersucht. Auch hier war das Wassergewebe amyloidisch, in der ebengenannten Säure verquollen die Wände stärker als die von Ficus und wurden zunächst noch intensiver blau in JJK, nach 24 Stunden aber war jegliche Amyloidie verschwunden. Bei Nerium sowohl als bei Ficus sind die Wassergewebszellen in ClZnJ blau gefärbt; nach Behandlung mit E. d. J. ist die Amyloidie besonders deutlich.

e) Bedeutung des Amyloids.

Wenden wir uns der Frage nach der Bedeutung des Amyloids in den eben besprochenen Fällen zu, so leuchtet zunächst ein, daß es bei der Amyloidie der Siebröhrenwandungen, wie ja auch Ziegenspeck hervorhebt, auf die Deformierbarkeit dieser Organe durch die sie umgebenden Gewebe ankommen dürfte. Ob noch andere Funktionen dem Amyloid zuzusprechen sind, muß dahin gestellt bleiben. Die Amyloidie der Milchröhren wird mit der physikalischen Eigentümlichkeit solcher Zellwände in Zusammenhang zu bringen sein. Schreibt doch schon de Bary 1857: „Ihre Wände, wenn auch manchmal stark verdickt, sind immer weich, leicht zusammendrückbar. Wird daher eine Röhre irgendwo verletzt, so preßt der von den angrenzenden, turgeszenten Geweben ausgeübte Druck die Milch aus der Oeffnung heraus." Mit anderen Worten: Auf eine Verletzung hin wird die Milchröhrenwandung sich nicht elastisch kontrahieren [1]), sondern durch Gestaltsveränderungen der benachbarten turgeszenten Zellen zusammengedrückt und so den Milchsaft ausfließen lassen. Die Amyloidie endlich von Epidermiszellen und anderen Wassergeweben wird man unschwer mit Fragen der Saugkraft, des Zellwanddruckes, der Fähigkeit dieser Zellen bei Wasserabgabe zu schrumpfeln in Verbindung bringen können. Präzisere Ergebnisse müssen aber einer genauen Untersuchung dieser Fragen vorbehalten bleiben. Auch muß ich es zunächst noch unentschieden lassen, ob das Amyloid in den genannten Fällen derselbe chemische Stoff ist, den wir oben bei Lycopodium kennen gelernt haben.

Ziegenspecks Beobachtungen über die Mikrochemie des Amyloids in Schleudermechanismen kann ich für Impatiens parviflora, Impatiens balsamina, Dorstenia contrajerva und Ecballium elaterium bestätigen. Der Zusammenhang der Amyloidreaktion der Wandungen mit der Mechanik des Schleuderns dürfte zweifellos sein, nachdem Overbeck die starke Ueberdehnbarkeit dieser Amyloidmembranen festgestellt hat.

3. Mikrochemie des Amyloids in Wurzelspitzen und Wurzelhaaren.

a) Wurzelspitzen.

Es schien angezeigt, noch einen Fall genauer zu untersuchen, nämlich das Vorkommen von Amyloid in der Wurzelspitze, welches von Ziegenspeck z. B. bei Iris pumila (1925, S. 339) geschildert worden ist. Wenn wir nicht auf Einzelheiten, die von ihm selbst als „belanglos" erklärt werden, eingehen, können wir sagen, daß die Quintessenz seiner Anschauung die ist, daß ganz nahe am Meristem die Wände auf dem Pektin-

[1]) Vgl. aber dazu Schwendener (Sitzb. Berl. Akad. 1885).

stadium stehen. Hier kann deshalb nur sehr schwierig Amyloid nachgewiesen werden. Es wird erst dann deutlich, wenn die Zellen sich nicht mehr durch Teilung vermehren, sondern sich zur Streckung anschicken, was im Zentralzylinder später als in der Rinde eintritt; nach Aufhören der Streckung verschwindet der Amyloidzustand, „bis auf die Wurzelhaarspitzen". Markieren wir in Sägemehl gewachsene Keimwurzeln von Zea Mays, um ihre Wachstumszone zu ermitteln, durch Tuschemarken, die einen Abstand von je 2 mm haben, so finden wir am nächsten Tag, daß im wesentlichen nur die 3 der Spitze nächsten Zonen, d. h. eine Strecke von 3×2 mm im Wachstum begriffen sind. In knapp 24 Stunden verlängert sich die der Spitze nächste Zone um etwas mehr als das Doppelte (auf 5 mm), die darauf folgende ursprünglich 2 mm lange Zone um das Dreifache, die nächste nur noch wenig. Weiter nach oben gelegene Zonen strecken sich nicht mehr. Die Verholzung der Primordialgefäße ist erst ungefähr 15—18 mm hinter der Spitze zu finden. Die jüngsten Wurzelhaare zeigen sich in einer Entfernung von 15—20 mm von der Spitze. Um etwaige Amyloidie zu erfassen, machen wir in bestimmten Abständen Querschnitte, legen sie ¼ Stunde in E. d. J. — weil ohne solche Behandlung sichere Bilder kaum zu erzielen sind[1]) — nach dem Auswaschen gelangen sie in JJK.

Ueber das Vorkommen von Amyloid in der Wurzelhaube ist den Angaben Ziegenspecks kaum etwas hinzuzufügen. Das Rindenparenchym ist bis in eine Entfernung von ungefähr 1 cm von der Spitze amyloidisch nachzuweisen. Sehr deutlich ist es in 5 mm Entfernung; in 7 mm Entfernung d. h. ungefähr am proximalen Ende der Wachstumszone beginnt die Reaktion schon etwas zweifelhaft zu werden. In Querschnitten, die 2 cm von der Spitze entfernt sind, fehlt die Amyloidie der Rinde ganz zweifellos. All diese Angaben decken sich mit denen Ziegenspecks. Doch muß ich gestehen, daß es mir nicht mit der wünschenswert erscheinenden Sicherheit gelingen wollte, mit ihm zu erkennen, daß in Zonen, die noch näher als 5 mm an der Spitze liegen, der amyloidische Zustand der Rindenzellwände wieder weniger deutlich wird, als in ca. 5 mm Entfernung von ihr[2]).

[1]) Die einzigen Wände in der Wurzel, in welchen die Blaufärbung durch JJK ohne Aufhellung zweifelsfrei beobachtet werden kann, sind die der Auflösung verfallenden Tracheenquerwände. Auf sie wird von anderer Seite eingegangen werden.

[2]) Es sei nochmals betont, daß als Kriterium für „Amyloidie" auch bei Wurzeln von mir immer die Blaufärbung durch Jodlösungen der angegebenen Konzentration nach kurzer E. d. J.-Einwirkung benutzt wurde. Wenden wir starke Jodlösungen an, so beobachten wir, ganz wie bei Lycopodium, daß nun auch Wandlamellen gefärbt werden, welche wir

Aehnlich wie die Rinde verhält sich nach den Angaben von Ziegenspeck und Luehr auch die Epidermis. Ich habe sie nicht näher untersucht, kann nur so viel sagen, daß etwa ½ cm hinter der Wurzelspitze Epidermis und Hypodermis amyloidisch sind und daß weiter oben die Epidermis in den nicht amyloidischen Zustand übergeht, um schließlich noch weiter oben ihre Wandungen verholzen zu lassen (Phloroglucin). Also auch hier folgt Verholzung auf das amyloidische Stadium.

Im Zentralzylinder sieht man die Primordialgefäße ebenfalls schon nahe an der Spitze, in etwa 1 mm Entfernung amyloidisch hervortreten; nicht nur ihre Längswände, sondern auch die Ring- und Spiralverdickungen werden blau in JJK, bis etwa in einer Entfernung von knapp 2 cm von der Spitze Verholzung einsetzt und damit die Jodbläuung schwindet. Auch die großen Tracheen haben amyloidische Längswände. Diese verlieren ihre Amyloidie viel später als die Primordialgefäße, nämlich erst in einer Entfernung von etwa 15 cm von der Spitze. Amyloidische Querwände sind dann noch anzutreffen. Die Siebteile zeigen sich erst in viel weiterer Entfernung als die Gefäße von der Spitze amyloidisch, z. B. in einer solchen von etwa 2 cm, also ungefähr da, wo die Primordialgefäße schon verholzen, und sie behalten, wie oben ausgeführt, ihre amyloidische Beschaffenheit lange Zeit bei.

Noch näher an der Spitze bleibt die Amyloidie der Siebteile immerhin zweifelhaft, und sicher sind sie in dieser Gegend weniger amyloidisch als die Rindenzellen. Die Ergebnisse decken sich so ziemlich mit den Angaben Ziegenspecks, bis allerdings auf die Wurzelhaare, die wir unten besonders behandeln.

Wir wollen versuchen, auch in einer solchen Wurzelspitze die Mikrochemie etwas weiter zu fördern. Zunächst sei gesagt, daß sich das Wurzelamyloid insofern dem Lycopodium- und Tropaeolum-Amyloid gleich verhält, als es durch E. d. J.-Behandlung, die ja zunächst nötig ist, um es sicher nachzuweisen, schließlich gelöst wird. Behandelt man dünne Längsschnitte während 24 Stunden mit E. d. J., so zerfallen sie leicht in Längsreihen von Zellen, die mit JJK farblos bleiben, sich mit ClZnJ aber intensiv bläuen. — In den Wurzelhaaren kann unter Umständen das Amyloid schon nach 1stündiger Behandlung mit E. d. J. verschwunden sein. — Immer aber bleibt eine Grundlage zurück, die sich gegen ClZnJ wie Zellulose verhält. Das gilt auch für das ganze Urmeristem, in welchem sich die Zellwände des

---

wegen mangelnder Blaufärbung mit schwächeren JJK-Lösungen nicht amyloidisch genannt haben. Die Membranen der Rindenzellen färben sich bei Verwendung starker JJK auch in weiterer Entfernung von der Spitze (z. B. 4—6 cm und darüber) noch blau, zumal nach vorheriger Einwirkung von E. d. J. auf die Präparate (vgl. S. 18 u. 25).

Dermatogens, die Initialen des Pleroms und Periblems, das Kalyptrogen und die Kalyptra nach E. d. J.-Behandlung mit ClZnJ blauviolett färben.

Erhitzt man Längsschnitte durch die Spitze in Glyzerin (D. A. B. 6) auf 300°, so färbt sich nachher mit JJK nichts mehr blau, wohl aber färben sich alle Gewebe mit ClZnJ blauviolett, so z. B. auch die Gefäßwandverdickungen, welche also aus einer Mischung von „Zellulose" und Amyloid bestehen, wie andere amyloidische Zellwände ebenfalls.

Wir legen Längsschnitte durch die Spitze der Maiswurzel in Kupferoxydammoniak, nicht allzu lange Zeit, damit der Schnitt nicht ganz zerfällt, aber hinreichend lange, damit die Zellulose nach Möglichkeit herausgelöst wird. Nach dieser Behandlung erwies sich das gesamte Meristem der Rinde amyloidisch. Hier wurden auch einige Messungen ausgeführt: da wo die Länge zur Breite der Rindenzellen sich verhielt wie ½ : 1 oder wie 1 : 1, war die Amyloidie recht deutlich, da, wo das Verhältnis 3 : 1 betrug, war nur noch schwache Amyloidie nachzuweisen. Legte man schließlich Längsschnitte durch die Spitze ohne weitere Vorbehandlung in ClZnJ, so färbten sich die Rindenzellen blau, die Färbung schwächte sich nach der Spitze zu ab. Blau war die junge Endodermis und der Zentralzylinder, auch hier war der Abfall der Färbung nach der Spitze hin gut zu beobachten. Die Epidermis, das Dermatogen färbten sich in ClZnJ blau, der Perizykel verhältnismäßig schwach, Kalyptrogen und Haube deutlicher.

In ähnlicher Weise untersuchte ich Wurzelspitzen von Vicia faba. In den Zellen der Haube und in jungen Epidermiszellen war Amyloid deutlich. Schwieriger ließ es sich im Meristem nachweisen. Ich machte aber die gleiche Beobachtung wie Ziegenspeck, daß man eine Jodfärbung erhalten kann, wenn die Präparate unter dem Deckglas gequetscht werden. Man darf wohl annehmen, daß bei dieser Methodik eine Aenderung des Membrangefüges und seiner Tinktionsfähigkeit durch Jodlösungen eintreten kann[1]). Schwarz (1924) beschreibt eine derartige Wirkung, die durch mechanischen Druck erfolgen kann, bei verholzten Zellen, die sich nach starker Quetschung wie „Zellinwände" färben (so nennt er solche Membranen, die aus Zellulose, Hemizellulose und Pektinstoffen bestehen).

An Wurzeln von Callisia, die in Wasserkultur gezogen waren, gaben Wurzelhauben- und junge Epidermiszellen Amy-

[1]) Vgl. die Angaben der chemischen Literatur (z. B. Heuser, 1921), denen zufolge auf rein mechanischem Weg ein gequollener Zustand der Zellulose erzielt werden kann. So entsteht „Zelluloseschleim", der sich mit Jod und Schwefelsäure bläut (allerdings, wie es scheint, mit Jodlösungen allein nicht).

loidreaktion. Hier wurde auch ein Nachlassen dieser Reaktion mit dem Alter der Zellen beobachtet. So konnte ich in jugendlichen Epidermiszellen, deren Länge 23 my betrug, Blaufärbung durch Jodlösung nachweisen. In Zellen, die zur doppelten Länge ausgewachsen waren, bis zu 52 my, zeigten nur noch die Radialwände einen blauen Ton in JJK, während noch ältere Zellen nicht mehr amyloidisch waren.

Es war mein Bestreben, wenn möglich, auch ohne Aufhellung mit E. d. J. und mit schwächeren Jodlösungen, etwa der Lugolschen, Amyloidie in Wurzeln nachzuweisen. Meine darauf hinzielenden Versuche an Wurzeln von Avena sativa, Scirpus prolifer, Iris pseudacorus, — germanica, — pumila, Callisia Martensiana, Echinodurus muricatus, Acanthus arboreus, Lupinus albus, Pisum sativum, Onobrychis sativa, Tropaeolum majus, Euphorbia cyparissias, Helianthus annuus und den Luftwurzeln von Angrecum Ellisi und Vitis pterophora blieben aber erfolglos.

Ich stellte noch einige vorläufige Versuche an, durch künstliche Beeinflussung, nämlich durch Wachstumshemmung, den Amyloidgehalt in den Wurzelspitzen zu vermehren und so deutlicher zu machen. Zu diesem Zweck gipste ich nach Pfeffers Vorgang Wurzeln ein und untersuchte nach 60 Stunden Gipsverband Querschnitte, die in einer Entfernung von 1 mm bis zu 1 cm hinter der Spitze geführt und dann in üblicher Weise mit E. d. J. und JJK behandelt waren. Zwar gelang es mir, im Einklang mit den bekannten Pfefferschen Beobachtungen nachzuweisen, daß die Differenzierung der Gewebe sich viel weiter nach der Spitze hin erstreckte, aber eine deutlichere Amyloidie war nicht festzustellen. Die ziemlich kurzen Wurzelhaare, welche sich etwa 1 cm hinter der Spitze befanden, zeigten sehr auffallend jene von Ziegenspeck beschriebenen „Amyloidkappen"; ich komme auf sie noch zurück. Sodann untersuchte ich Wurzeln von Vicia faba, die ich nach Overbecks Versuchsanstellung sogenannte Schnellkrümmungen ausführen ließ. Die Wurzeln wurden zu diesem Zwecke 12 Stunden lang in horizontaler Zwangslage gehalten. Nach der Befreiung führten sie die Schnellkrümmung aus. Ein verschieden starkes Auftreten von Amyloid, je nach dem Grade der Ueberdehnung, die sie auf Konvex- und Konkavseite erfahren hatten, war nicht nachweisbar. Ein günstiges Objekt, das aber noch näherer Untersuchung harrt, ist endlich die Wurzel von Pinus pinaster. Sie stimmte im wesentlichen mit Ziegenspecks Beobachtung überein. Die Haubenzellen waren nach der Behandlung mit Lugolscher Lösung blau. Vor dem Abstoßen verloren sie meistens ihre Färbung. Im Meristem war (wegen des reichen Plasmagehaltes?) kein Amyloid nachweisbar, wohl aber in den Membranen der Rinden- und

Epidermiszellen der Streckungszone. Im Zentralzylinder zeigte sich das übliche Bild, etwa wie es oben für Mais geschildert wurde. Wenn ich solche Wurzeln in Bedingungen brachte, in denen sie ihr Wachstum einstellten (Züchtung in destilliertem Wasser oder in einer Lösung von Aluminiumsulfat, die außer Calcium keine weiteren Nährsalze enthielt), so war die Wurzelspitze metakutisiert, und unter dem Korkgewebe schienen mir die jugendlichen Zellmembranen besonders deutlich amyloidisch zu sein. Die Siebröhren wiesen einen kräftigeren Farbenton in JJK auf, zahlreiche Amyloidzwickel waren in der Rinde zerstreut. Hier habe ich den Eindruck gewonnen, daß Wachstumshemmung mit deutlichem Amyloidauftreten verknüpft war.

b) Wurzelhaare.

Nach Ziegenspeck (1920) nimmt die Wand der Wurzelhaare an den „erstarrenden Teilen", d. h. im ausgewachsenen Zustand die Eigenschaft echter Zellulose an, während die wachsende Spitze auf dem Amyloidzustand stehen bleibt. Nach kurzer Einwirkung von E. d. J., oder auch ohne diese, zeigt die Spitze nach ihm in JJK eine Bläuung. Das Amyloid gewährleistet, wie er ausführt, eine größere Dehnungs- und Streckungsfähigkeit der Wand als gewöhnliche Zellulose. So ist auch hier sein Vorkommen an wachsenden Stellen der Zellwand begreiflich und umgekehrt, so folgert er weiter, kann aus der Lokalisation des Amyloids auch hier auf Lokalisation des Wachtums geschlossen werden. Später bringt er dann weitere Angaben (1925, 1926 und 1928). Ziegenspeck (1925) unterscheidet drei Typen des Wurzelhaarwachstums: einmal solche, die „nur Spitzenwachstum" zeigen (Rübsamen), zweitens solche, bei denen das Haar „nicht nur mit der Spitze, sondern auch eine Zeit lang mit dem Grunde wächst" (Schachtelhalm), endlich solche, bei welchen das Haar „nur mit dem Grunde" (Lycopodium und Ceterach) wächst, bei welchen man also von einem interkalaren Wachstum der Wand reden kann. Später findet er noch einen vierten Typus (Hydrocharis). Hier wächst zunächst die Spitze, sie verliert aber bald diese Eigenschaft, am Grunde dagegen geht das Wachstum noch lange weiter.

Von Kritikern dieser Anschauungen sei Seidel (1924) erwähnt. Auch er bemerkte, wie andere Forscher vor ihm, stark plastische Eigentümlichkeiten der Wurzelhaarmembran, die besonders stark beim Auftreffen auf Widerstand in die Erscheinung traten. Er vermutete hier das dehnbare Amyloid, konnte es jedoch mit JJK-Lösungen, deren Konzentration er nicht angibt, an kräftig wachsenden Wurzelhaaren von Chenopodium, Agrostemma und Brassica nicht einwandfrei nachweisen.

Ich gehe zu meinen eigenen Beobachtungen über und stelle die Maiswurzel voran. Wie oben schon angedeutet, kann man an jungen Wurzelhaaren nach geeigneter nicht allzu lang dauernder Einwirkung von E. d. J. die Amyloidie der Wurzelhaarwände zweifelsfrei nachweisen. Ich hatte den Eindruck, daß an jungen Wurzelhaaren der amyloide Zustand vielleicht nicht so deutlich ist, als an etwas älteren. Wenn ich normal auswachsende Wurzelhaare beobachtete, konnte ich jedoch im Gegensatz zu Ziegenspeck niemals mit Sicherheit nachweisen, daß nur die Spitze amyloidisch war, die ausgewachsene Längswand aber nicht. Im Alter lassen die Wurzelhaare ihre Wände verholzen. In allen Fällen hatte die Wandung stets ein Zellulosegerüst[1]), vorsichtiger gesagt, nach Lösung des Amyloids färbte sie sich mit ClZnJ blau.

Auch jene eigenartigen von Ziegenspeck so genannten „Amyloidkappen" habe ich bei sehr vielen Pflanzen häufig gefunden. Es handelt sich dabei zweifellos um die Erscheinung, die schon von Wortmann, Reinhardt, Zacharias u. a. beobachtet worden ist, daß die Spitze des Wurzelhaares mit einer Membranverdickung angefüllt wird. Ein gutes Bild davon gibt z. B. Windel (1928, S. 70) für Hydrocharis. Die genannten Autoren konnten nachweisen, daß solche Verdickungen beim Stillstand des Wachstums auftraten. Die Blau-Färbbarkeit durch Jodlösungen hat offenbar erst Ziegenspeck gefunden.

Meine Versuchspflanzen führten solche Amyloidkappen nicht in normal wachsenden Wurzelhaaren, sondern nur dann, wenn das Wachstum durch äußere Widerstände gehemmt wurde. Häufig ist ihre Bildung mit jenen allbekannten Deformationen[2]) der Wurzelhaarspitze verbunden, die dann eintreten, wenn die Spitzen an Sandkörner oder Bodenpartikelchen anstoßen. Während häufig aus diesem Grunde an ein und derselben Wurzel nur einige Haare solche Amyloidpropfen zeigten, andere dagegen nicht, fand ich an jenen oben erwähnten eingegipsten Wurzeln jedes einzelne junge Wurzelhaar mit einer Amyloidkappe versehen. Die ganzen Längswände der Haare waren nach E. d. J.-Behandlung amyloidisch. Man könnte annehmen, daß vielleicht von dem Gips auch eine chemische Reizwirkung ausgegangen sei, in allererster Linie aber muß an eine Wirkung des mechanischen Kontaktes und der damit verbundenen Wachstumshemmung gedacht werden. Auch in solchen Fällen, in denen

[1]) Howe, (1921) konnte auffallenderweise in den von ihr untersuchten Wurzelhaaren einen Zellulosegehalt nicht nachweisen. Als Reagens benutzte sie Jod + 70 % Schwefelsäure.

[2]) Ueber den Zusammenhang zwischen Formveränderung und Wachstumshemmung der Wurzelhaarspitze siehe Haberlandt (1924, S. 204).

Wurzeln auf feuchtem Fließpapier oder in Sägemehl gezüchtet wurden, konnte man an einer bald größeren, bald geringeren Zahl von Haaren, Kappenbildung evtl. verbunden mit Deformation der Wurzelspitze beobachten.

Ich glaube somit, daß das Auftreten von Amyloidkappen in der Wurzelspitze nicht ein Zeichen lebhaften Wachstums ist, für eine unnatürliche Erscheinung wird man sie auch nicht halten, vielmehr wird sie beim Wachstum im Erdboden sehr häufig vorkommen. In den allermeisten Fällen konnte ich mich nicht davon überzeugen, daß die äußerste Membranlamelle an der Spitze besonders stark amyloidisch gewesen wäre, vielmehr sehen die deutlich amyloidischen Massen mehr aus wie Einlagerungen in das Lumen der Wurzelhaare an der Spitze. Bei Haaren von Sinapis alba und Brassica nigra fand ich ganz ähnliche Vorkommnisse. Wuchsen ihre Wurzeln im feuchten Raum, so war bei Behandlung mit Lugolscher Lösung oder mit dem van Wisselinghschen Amyloidreagens ohne weitere Vorbehandlung nur Gelbfärbung der Haarwände zu sehen, stärkere Jodlösungen zeigten auch keine deutliche Amyloidie. Wurden die Haare aber nur 5 Minuten mit E. d. J. behandelt und dann in JJK gelegt, so zeigten etwas schwache Lösungen nach einiger Zeit, stärkere aber sofort, deutliche Amyloidie an. Auch hier waren dann die ganzen Wände, nicht etwa lediglich die Spitzen amyloidisch. Behandelte man die Präparate längere Zeit mit E. d. J., bei älteren Wurzelhaaren reichlich 24 Stunden, so schwand alles Amyloid aus den Wänden, und es blieb nur die Zellulosegrundlage zurück. Züchtete man nun Wurzeln derart, daß sie in Kontakt mit dem Fließpapier der feuchten Kammer wuchsen, so traten alsbald wieder jene blauen Kappen auf, aber auch Amyloidanhäufungen an bestimmten Stellen der Längswände waren sichtbar. Ferner konnte ich beobachten, daß da, wo die Spitze eines Haares mit der Längswand eines anderen in Berührung kam, amyloidische Wandverdickungen sich bildeten. Ob hier mechanische oder chemische Reize eine Rolle spielen, kann ich nicht entscheiden. Ich hatte den Eindruck, daß ferner Schädigungen der Wurzelhaarspitzen, die von Bakterienansammlungen ausgingen, Amyloidie bedingten, wobei es sich dann jedenfalls um chemische Beeinflussung handelte. Ich arbeitete auch mit den von früheren Forschern häufig verwendeten Keimlingen von Lepidium. Ließ ich sie von feuchtem Fließpapier aus in eine feuchte Kammer wachsen, so erhielt ich gesunde Haare mit amyloidischen Wänden (nach E. d. J.-Bad). Kamen aber die Haare mit feuchtem Fließpapier in Berührung, so traten jene Wandverdickungen auf, die schon Zacharias beschreibt. Schließlich sei erwähnt, daß bei Wasserkulturen die Amyloidie häufig nicht nachzuweisen war.

Wir betrachten nun einen derjenigen Fälle, bei welchem nach Ziegenspeck zuerst Spitzen-, dann basales (interkalares) Wachstum der Wurzelhaare stattfinden soll, nämlich Hydrocharis.

Küster (1907) ging zurzeit, als er gegen Haberlandts Anschauungen über die Beziehung der Lage des Zellkerns zu der Wachstumszone Stellung nahm, von der Voraussetzung aus, daß alle Wurzelhaare Spitzenwachstum zeigen, u. a. auch Hydrocharis morsus ranae. Windel fand durch zahlreiche exakte Messungen ein ausgesprochenes Spitzenwachstum und bestätigte somit Küsters Ansicht betreffs der Wachstumszone. Ziegenspeck, der in einer kleinen Mitteilung (1927) das Wachstum von Hydrocharis-Wurzelhaaren ebenfalls behandelt, hat diese Arbeit von Windel übersehen. Ausschließlich auf Grund seines Befundes, daß Amyloid an der Spitze des Wurzelhaares zuerst auftritt, um dann zu schwinden, während eine grundständige Amyloidzone solange erhalten bleiben soll, bis das Haar ausgewachsen ist, schließt er, daß nach der ersten Ausbeulung der Epidermiszelle die Spitze und der Ansatz des Haares wachse. Schließlich höre das Spitzenwachstum auf, während das basale noch längere Zeit erhalten bleibe. Messungen der Wachstumszone hat er ebenso wenig ausgeführt wie Luehr, der seine Anschauungen zu stützen sucht.

Ich machte zunächst folgende Beobachtungen: In Leitungswasser gediehen Hydrocharis-Exemplare ausgezeichnet, sie bildeten schöne Wurzeln mit zahlreichen gesunden Wurzelhaaren. Amyloid konnte nur in ganz geringer Menge in den schwach vorgewölbten Epidermis-Außenmembranen beobachtet werden. Bei der weiteren Vorbeulung und Entwicklung des Haares wurde es undeutlicher. In anderen Kulturen, in denen die Pflanzen weniger gut gediehen und nur schwache Wurzeln entwickelten, konnte das Amyloid leichter nachgewiesen werden. Auch hier lag wahrscheinlich gehemmtes Wachstum, verbunden mit dem Auftreten von Amyloid vor. Jenes basale Amyloid, welches Veranlassung zu der Ziegenspeckschen Ansicht der Wachstumsverteilung gibt, konnte ich bei meinen Kulturen nie mit Sicherheit nachweisen. Ob es unter bestimmten Bedingungen auftritt, oder vielleicht bei Verwendung stärkerer Jodlösungen zu erkennen ist, vermag ich nicht zu sagen. Weder Ziegenspeck noch Luehr geben auch nur andeutungsweise an, wie sie die Pflanzen gezüchtet haben. Ferner konnte ich nicht beobachten, daß das Haar, wie Ziegenspeck sagt, unten dick und oben schlank ist. Das normale Haar war in meinen Kulturen vielmehr durchaus gleichmäßig breit in seiner ganzen Länge, es besaß eine

konisch verjüngte Spitze und ging mit schwach verbreiterter Basis in die Epidermiszelle über, wie es Küster zeichnet[1]).

Ich habe noch versucht, mit Hilfe der Methodik Windels die Wachstumszone bei dem Hydrocharishaar zu messen. Ich bestäubte das Haar mit feinem Mennigepulver und beobachtete sein Wachstum in einer feuchten Kammer[2]).

Es wurde ein Haar von 212 my Länge beobachtet, eine Spitzenzone von 76 my Länge war durch ein Körnchen Mennige markiert. Nur diese Spitzenzone wuchs in die Länge und hatte nach einiger Zeit 92 my erreicht. Nunmehr hatte das ganze Haar eine Länge von 228 my. Basales Wachstum war somit nicht zu beobachten.

Ein weiteres Haar war 608 my lang, eine Spitzenzone von 152 my Länge wuchs bis auf 164 my Länge heran. Das ganze Haar war nunmehr 620 my lang. Auch hier war nur Spitzenwachstum, kein Basalwachstum zu beobachten.

Da die Messung zweier anderer Haare von 212 und 608 my Länge zu ganz denselben Ergebnissen führten, kann ich Windels Angaben durchaus bestätigen. Vielleicht wäre jedoch die Möglichkeit vorhanden, daß das Basalwachstum erst dann einsetzt, wenn das Spitzenwachtum bereits erloschen ist. Dann wäre es nicht ganz ausgeschlossen, daß Windel jenes basale Wachstum, welches nachträglich zu beobachten ist, übersehen hätte. Doch das kann kaum der Fall sein, da nach Ziegenspeck nach der ersten Anlage des Haares sowohl die Spitze als auch der Ansatz, also beide gleichzeitig wachsen. Es scheint mir nicht statthaft zu sein, unter Vernachlässigung exakter Untersuchungen, die auf Messungen beruhen, lediglich auf Grund des Vorkommens von Amyloid auf die Wachstumszone zu schließen.

Fassen wir zusammen, was wir über Amyloid bei Wurzelspitzen und Wurzelhaaren gefunden haben, so möchte ich betonen, daß der sichere Nachweis, Amyloid sei eine Vorstufe der Zellulose, hier kaum geführt werden kann. Falls die Befunde Ziegenspecks, daß an Wurzelhaaren Stadien vorkommen,

[1]) Ich untersuchte Pflanzen sowohl im Winter als auch im Sommer. Nach Simon (J. wiss. Bot. 1928, Bd. 68, S. 149) sind Hydrocharis-Turionen in den Monaten Oktober bis Dezember nur selten zum Keimen zu bringen. Die am 3. Dezember an einem Standort in der Nähe von Münster gesammelten Knospen keimten im Warmhaus bereits nach einer Woche zu ca. 50 % aus, sodaß ich auch im Winter Material zur Verfügung hatte. Der Rest beendete erst Ende Januar bis Mitte Februar seine Winterruhe.

[2]) Luehr schreibt: „Die von Windel angewendete Methode der Markierung der wachsenden Zellen mit aufgestäubter Tierkohle ist sicher nicht ganz einwandfrei." Wie er zu diesem Urteil kommt, erklärt er nicht. Dabei hat Windel bei der Untersuchung des Wachstums der Hydrocharis-Wurzelhaare nicht Tierkohle, sondern Mennige verwendet, wie Reinhardt vorgeschlagen hatte.

bei denen die wachsende Spitze amyloidisch ist, die ausgewachsenen Partien der Wand aber aus amyloidfreier Zellulose bestehen, sich bewahrheiten würden, so wäre damit zweifellos eine gute Stütze gewonnen für die Ansicht, daß Amyloid in solchen Fällen eine Vorstufe der Zellulose wäre. Es ist mir aber nicht gelungen, einen solchen Fall einwandfrei ausfindig zu machen. Andererseits wird man sagen müssen, daß jene Amyloidpfropfen, die bei Wachstumshemmung in der Wurzelhaarspitze auftreten, dafür sprechen, daß ihre Substanz tatsächlich eine Vorstufe der Zellwandstoffe sei. Bewiesen ist die Richtigkeit dieser Anschauung damit aber noch nicht.

4. Amyloidfenster in den Narbenpapillen von Gräsern.

Eine ansprechende Entdeckung Ziegenspecks sind die von ihm sogenannten „Amyloidfenster" in den Narben bestimmter Gräser. Er führt aus, daß die Narben von Alopecurus und Phleum (vgl. Engler-Prantl 1887, II. 2), die weniger vergänglich sind, als die anderer Gräser, z. B. des Hafers, und die auch dadurch charakterisiert sind, daß sie oben aus den Spelzen heraustreten und nicht unten an beiden Seiten, ihre Papillen aus anderen Membranstoffen ausbauen als die mit vergänglichen Narben. Bei jenen entdeckte er längliche, umschriebene Stellen in der Wandung, die sich mit JJK im Gegensatz zu den anderen Wandpartien bläuten. Es sind das diejenigen Stellen, durch welche die Pollenschläuche eindringen sollen. Auch ich möchte aus mikroskopischen Bildern schließen, daß die Pollenschläuche ihren Weg durch die Amyloidfenster nehmen. Ob sie wirklich ein das Amyloid lösendes Ferment ausscheiden, ist damit natürlich nicht bewiesen. Später schließen sich nach Ziegenspeck und meinen Befunden diese Amyloidfenster unter Verbrauch der „Sparstärke", die sich im Zellinnern vorfindet. In einer weiteren Arbeit (1928) führt unser Autor dann aus, daß die Membran solcher mit Amyloidfenstern versehener Narben Zellulosereaktion gebe, während die Membranstoffe der dem vergänglichen Typus (z. B. Hafer) angehörenden und jene Fenster entbehrenden Narben aus Pektinstoffen zusammengesetzt und zu den, von ihm sogenannten „Anfangsmembranen", zu rechnen seien. (Siehe oben S. 11). Ich habe diese Angabe nachgeprüft, und es gelang mir bei Alopecurus pratensis ohne alle Schwierigkeiten jene strichförmigen „Fenster" beim Einlegen der Narben in JJK zu beobachten. Zu meiner großen Verwunderung aber war es mir trotz vieler Anstrengungen nicht möglich, sie bei irgend einem anderen Gras nachzuweisen. Ich untersuchte verschiedene Alopecurus-, verschiedene Phleum-Arten, u. a. auch noch Anthoxanthum, ohne daß es mir gelungen wäre, solche Fenster zu sehen, obwohl ich die verschiedensten Entwicklungsstadien untersuchte. Beim andern Typus, z. B. Avena flavescens u. a. Gräsern mit vergänglichen Narben fand ich, was im Einklang mit

Ziegenspeck steht, ebenfalls keinerlei solche Gebilde. (Nebenher sei bemerkt, daß ich sie auch bei Arten der Gattung Carex nicht finden konnte.) Ich benutzte die Gelegenheit, auch hier einige vorläufige mikrochemische Untersuchungen über die Wandsubstanz der Narben anzustellen. Zunächst untersuchte ich den „vergänglichen" Typus, an Narben der Quecke. Sie gaben im Gegensatz zu Ziegenspecks Angaben mit ClZnJ die Zellulosereaktion, die allerdings unter Umständen etwas auf sich warten läßt, weil dies Reagens ganz wesentlich nur von den Schnittflächen aus eindringt. Daneben war ihre Wandung in JJK vielleicht etwas amyloidisch.

Werden sie 2—3 Tage in Kupferoxydammoniak eingelegt, so waren sie nachher mit ClZnJ nicht mehr zu färben, aber auch JJK gab den Resten keine deutliche Blaufärbung.

Narben von Triticum junceum, das im hiesigen Garten gezogen war, sind mit und ohne E. d. J.-Behandlung nur schwach oder garnicht amyloidisch — ganz junge Stadien habe ich nicht untersucht —. Mit ClZnJ färben sie sich blau, zumal nach kurzer E. d. J.-Behandlung. Zwischen blau gefärbten Streifen zeigten sich Flecken auf der Wand, die gelb blieben. Außen lag ein mit ClZnJ nicht zu färbendes Häutchen, das sich in Sudanlösungen nicht rötete. Wohl aber färbte Sudan in den Spitzenzellen der Papillen kleine Körnchen (Fett ?) intensiv rot, während Stärke zurzeit der Untersuchung mit Chloraljod nicht nachzuweisen war.

Ich glaube, daß diese Membranen komplizierter zusammengesetzt sind, als Ziegenspeck annimmt. Besonders scheint es mir, da ja alle eine wie Zellulose reagierende Grundlage führen, daß kein Grund dafür vorliegt, mit ihm anzunehmen, die Wandungen der vergänglichen Narben seien „Anfangsmembranen", die das Amyloidstadium nicht erreichen.

Von dem anderen Typus mit weniger vergänglichen Narben untersuchte ich u. a. Alopecurus. Auch hier fand ich stets eine Grundlage in der Membran, die sich mit ClZnJ färben läßt, also vorläufig als Zellulose zu deuten ist. Nebenbei wurden die Narben von Mais beobachtet. In JJK gelegt, wurden sie gelb gefärbt, nach E. d. J.-Bad erwiesen sie sich etwas amyloidisch. In ClZJ wurden sie leuchtend blau. Rutheniumrot bewirkte keine auffallende Membranfärbung, doch färbte sich der Inhalt mit diesem Reagens intensiv rot. So weit meine durchaus fragmentarischen Untersuchungen dieser Dinge. Die genauere Untersuchung würde jedenfalls Gegenstand einer interessanten ökologischen Studie werden können.

5. Kurze Zusammenfassung.

Die Arbeit bezweckt eine Weiterführung der mikrochemischen Untersuchungen der von Ziegenspeck als „amyloidhaltig" bezeichneten Zellwände, d. h. derjenigen Membranen, welche sich ohne Anwendung von Quellungsmitteln mit wässrigen Jodjod-

kaliumlösungen von geeigneter Konzentration blau färben lassen, vielfach erst nach kurzer Vorbehandlung mit Eau de Javelle.

1. Bei der Färbung von Wandlamellen mit Jodlösungen muß in jedem Fall ihre Konzentration und die Dauer der Einwirkung genau berücksichtigt werden.

2. Das Amyloid im Stengel von Lycopodium clavatum kann aus den amyloidhaltigen Wänden durch geeignete Mittel herausgelöst werden; dann bleibt ein mikrochemisch wie Zellulose reagierendes Gerüst zurück. Die Frage, ob Lamellen, die mit Chlorzinkjod wie Zellulose reagieren und in Kupferoxydammoniak löslich sind, wirklich aus Dextroso-Zellulose bestehen, wird besprochen. Umgekehrt kann man mit Kupferoxydammoniak dieses Gerüst entfernen und zu Membranen gelangen, welche die Amyloidreaktion zeigen. Die Rindenzellen sind gute Beispiele dafür, daß Zellwände, die ohne Vorbehandlung nicht amyloidisch reagieren, dies nach Verweilen in Eau de Javelle tun. Die amyloidhaltigen Zellen der Siebteile werden durch Schneckencytase verdaut. Die Mikrochemie des Tropaeolumamyloids wird mit der von Lycopodium verglichen. Wegen mikrochemischer Einzelheiten sei auf den Text verwiesen.

3. Die Wandungen verschiedener Thallophyten werden ebenso wie die Siebröhren und Milchröhren, Haut- und Wassergewebe einiger Kormophyten auf Amyloidie untersucht.

4. Eingehender werden Wurzelspitzen und Wurzelhaare behandelt. Zu den Ergebnissen Ziegenspecks wird Stellung genommen. Auch in amyloidischen Wurzelhaaren kann ein wie Zellulose reagierendes Gerüst nachgewiesen werden.

5. Bei den Wurzelhaaren von Hydrocharis wurde in Bestätigung Windels und im Gegensatz zu Ziegenspeck Spitzenwachstum festgestellt.

6. Ein Schlußabschnitt betrifft das Vorkommen von Amyloidfenstern in Narbenpapillen von Gräsern.

7. Ob das Amyloid in all den behandelten Fällen eine normale Vorstufe von Dextroso-Zellulose ist, kann auf mikrochemischem Weg nicht entschieden werden, ebenso wenig die Frage, ob die als Amyloid bezeichnete Substanz immer dieselbe chemische Zusammensetzung besitzt.

8. Häufig wurde nachgewiesen, daß Lamellen, die später verholzen, vor ihrer Verholzung besonders deutlich den amyloiden Zustand zeigen.

Vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster in Westfalen unter Leitung von Herrn Professor Dr. Benecke ausgeführt. Auch an dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Benecke, für die in reichem Maße erwiesene Förderung meinen Dank aussprechen. Ferner danke ich Herrn Dr. Mevius und Herrn Dr. Roberg für ihre Unterstützung.

Literaturverzeichnis.

Alexandrowicz, J. S., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. Diss. Jena 1913.

Ambronn, H., J. wiss. Bot. 1879/81, Bd. 12, S. 473.

Bary, de, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

Chimani, O., Bot. Zbl. 1895, Bd. **61**, S. 305.

Correns, C., J. wiss. Bot. 1892, Bd. **23**, S. 254.
— J. wiss. Bot. 1894, Bd. **26**, S. 587.

David, G., Ueber die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen und Asclepiadeen. Diss. Breslau 1872.

Deutsches Arzneibuch, 6. Ausgabe, Berlin 1926 (D. A. B. 6).

Flechsig, E., Ztschr. physiol. Chem. 1882, Bd. 7, S. 524.

Frank, A. B., J. wiss. Bot. 1866/67, Bd. **5**, S. 161.

Frey, A., J. wiss. Bot. 1926, Bd. **65**, S. 195.

Gilson, E., La Cellule 1893, T. **9**, p. 397.

Giltay, E., Arch. Neerl. 1882, T. 17, p. 1.
— Bot. Zeitg. 1881, Jahrg. 39, S. 153.

Godfrin, J., Ann. sc. nat. Bot., ser. 6., 1884, T. **19**, p. 5.

Grüß, J., J. wiss. Bot. 1910, Bd. **47**, S. 391.
— Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1923, Bd. **41**, S. 48.

Guttenberg, von, H., Planta (Berl.), 1926, Bd. **1**, S. 666.

Haberlandt, G., Ueber die Beziehung zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887.
— Beiträge zur allgem. Bot. 1918, Bd. **1**, S. 501.
— Physiologische Pflanzenanatomie Leipzig 1924. 6. Aufl.

Heinricher, E., Flora 1888, Bd. **71**, S. 163.

Heß, K., Die Chemie der Zellulose und ihrer Begleiter. Leipzig 1928.

Heuser, E., Lehrbuch der Zellulosechemie, Berlin 1921.

Hill, A. W., Ann. of. Bot. 1901, V. **15**, p. 575.

Howe, C. S., Bot. Gaz. 1921, V. **72**, p. 313.

Jähkel, P., Ueber Anatomie und Mikrochemie der Bananenfrucht und ihre Reifungserscheinungen. Diss. Kiel 1909.

Krabbe, G., J. wiss. Bot. 1887, Bd. **18**, S. 419.

Küster, E., Flora, 1907, Bd. **97**, S. 1.

Leclerc du Sablon, M., Rev. gen. bot. 1904, T. **16**, p. 341, 386.

Léger, L. J., Mém. Soc. Linn. Normandie 1897, T. **19**, p. 164.

Lüdtke, M., Ann. Chem., 1927, Bd. **456**, S. 201.

Luehr, W., Bot. Archiv 1928, Bd. **21**, S. 116.

Merkelbach, W., Die chemische Zusammensetzung der Zellwände bei einigen Gefäßkryptogamen. Diss. Freiburg 1907.

Meyer, A., 1. Mikroskopisches Praktikum, 3. Aufl., Jena 1915.
Nadelmann, H., J. wiss. Bot. 1890, Bd. **21**, S. 609.
Overbeck, F., Z. Bot. 1926, Bd. **18**, S. 401.
Plaut, M., J. wiss. Bot. 1910, Bd. **47**, S. 121.
Reinhardt, O. M., J. wiss. Bot. 1892, Bd. **23**, S. 551.
Reiß, J., Landwirtsch. Jahrb. 1889, Bd. **18**, S. 711.
Rothert, W., Handwörterb. d. Naturw. 1913, Bd. **4**, S. 1144.
Mangin, L., Bull. Soc. bot. France, 1888, T. **35**, p. 421.
Schellenberg, H. C., Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1904, Bd. 22, S. 9.
—, Ebenda 1905, Bd. **23**, S. 36.
—, Flora 1907/8, Bd. **98**, S. 257.
Schleiden. M. und Vogel, Th., Beiträge zur Botanik. Bd. **1**, Leipzig 1844.
Schmidt, E. W., Bau und Funktion der Siebröhren. Jena 1917.
Schwalbe, E., Die Chemie der Zellulose. Berlin 1918.
—, Unters. a. d. Bot. Institut Tübingen 1883, Bd. I, 2, S. 135, 180.
Schwarz, F., Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1924, Bd. **42**, S. 21, 28.
Seidel, K., J. wiss. Bot. 1924, Bd. **63**, S. 501.
Shibata, K., J. wiss. Bot. 1902, Bd. **37**, S. 642.
Strasburger-Körnicke, Botanisches Praktikum. 7. Aufl. Jena 1923.
Tupper-Carey, R. M., and **Priestley, J. H.**, New Phytolog. 1924, V. **23**, p. 156.
Tunmann, O., Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.
Windel, E., Beitr. z. allgem. Bot. 1918, Bd. **1**, S. 45.
Winterstein, E., Ztschr. physiol. Chem. 1892, Bd. **17**, S. 553.
Wisselingh, van, E., J. wiss. Bot. 1898, Bd. **31**, S. 619.
—, Hbd. d. Pflanzenanatom., Bd. III 2, Berlin 1925.
Wortmann, J., Bot. Zeitg. 1889, Jahrg. **47**, S. 229.
Zacharias, E., J. wiss. Bot. 1889, Bd. **20**, S. 116.
—, Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1890, Bd. 8, S. 56.
—, Flora 1891, Bd. 74, S. 466.
Vogel, J. und **Schleiden M. J.**, Ann. Phys. u. Chem. Bd. **46**, S. 398.
Ziegenspeck, H., Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1919, Bd. **37**, S. 273.
—, Ebenda 1920, Bd. **38**, S. 328.
—, Ebenda 1924, Bd. **42**, S. 116.
—, Bot. Archiv 1925, Bd. **9**, S. 297.
—, Ebenda 1926, Bd. **13**, S. 341.
—, Ebenda 1926, Bd. **15**, S. 424.
—, Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1926, Bd. **44**, S. 561.
—, Bot. Archiv 1927, Bd. **20**, S. 475.
—, Ebenda 1928, Bd. **21**, S. 449.
—, Bot. Echo 1925/27, Bd. **1**, S. 6, 61, 216.

Lebenslauf.

Ich, Otto Maria Hopmann, katholischen Bekenntnisses, wurde geboren am 5. Juli 1902 zu Oestrich am Rhein, Kreis Eltville, als Sohn des Apothekers Adolf Hopmann. Nach Besuch der Volksschule und des humanistischen Gymnasiums legte ich im Jahre 1921 die Reifeprüfung ab. Ich wandte mich der Apothekerlaufbahn zu und war 2 Jahre als Praktikant, nach dem Vorexamen ein weiteres Jahr als Assistent in Apotheken tätig. Nach zweijährigem Besuch der Universitäten in München und Münster i. Westf. bestand ich im April 1926 in Münster die Pharmazeutische Prüfung. Während weiterer 4 Semester widmete ich mich an derselben Universität dem Studium der Botanik.